АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 59

4

АПРЕЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1974

58.004.12

Н. Я. Кац

О СВОЙСТВАХ РАСТЕНИЙ И ИХ СОЧЕТАНИЯХ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ В НАСТОЯЩЕМ И ПРОШЛОМ [1]

N. YA. KATZ. ON PROPERTIES OF PLANTS AND THEIR COMBINATIONS IN NATURAL CONDITIONS AT PRESENT AND IN THE PAST

В статье рассматриваются такие вопросы: 1) сопряженность видов в фитоценозах, 2) зависимость ареалов, площади и экологии сообществ от ареалов и экологии их компонентов, 3) устойчивость сообществ во времени и состав их компонентов, 4) о классификации фитоценозов, 5) о типах взаимоотношений у растений.

Некоторые из перечисленных в аннотации вопросов были обсуждены автором в более ранних статьях (Кац, 1930, 1934а, б, 1943, 1948, 1957, 1971; Katz, 1927, 1929) и приводятся здесь в сокращенном виде, но иллюстрированы новыми примерами. Другие разделы написаны заново, при этом использована новая литература. Основной материал получен из описаний естественных фитоценозов. Из-за сжатого объема статьи ссылки на литературу часто приводятся в качестве примеров.

1. Сопряженность видов в фитоценозах [2]

Виды растений распределены в стабильных фитоценозах не случайно, не по закону вероятности, но закономерно связаны (сопряжены) друг с другом. Автор еще в 30-х годах указал на связь (сопряженность) между рядом видов и доминантами в ассоциациях-близнецах сфагновых болот Московской области (Katz, 1927), а затем (Кац, 1930; Katz, 1929) пришел к установлению в тех же и других сообществах болот «положительной и отрицательной сопряженной константности», другими словами, совместного или, наоборот, раздельного нахождения особей разных видов на пробных площадках. Позднее «положительная и отрицательная сопряженность (т. е. «положительная и отрицательная сопряженная константность») изучалась в ельниках-кисличниках (Кац, 1943). В 30-х годах, когда появились первые работы о сопряженности у растений, этими вопросами почти не занимались. В настоящее время число работ по этой теме сильно возросло.

О методах вычисления корреляции. Можно вычислять корреляцию между разными признаками. 1. Между весом (урожаем) отдельных видов на пробных площадках.

[1] Автор статьи, являющийся одним из крупнейших отечественных болотоведов, в сжатой форме рассматривает некоторые основные вопросы по проблеме ассоциирования растений в фитоценозах. Далеко не все в этом сообщении ново, но определенный интерес представляет попытка автора обобщенно рассмотреть эти кардинальные вопросы, часто трактовавшиеся в отдельности в более ранних работах Н. Я. Каца или других исследователей.

Редакция.

[2] Из ранних работ по вопросу о сопряженности растений, кроме указанных ниже статей автора, сошлемся на статьи А. П. Ильинского и М. Посельской, 1929; А. Я. Гордягина, 1933; А. А. Уранова, 1935.

У нас этот метод применяли А. П. Шенников и др. О применении его в Голландии сообщил Т. А. Работнов (1969). Этот метод очень трудоемкий. 2. Между проективным покрытием видов, определяемым на глаз. Этот метод, широко применяемый, допускает ошибки до 10—15%, при этом не поддающиеся точной оценке (Василевич, 1969), и, таким образом, не годится для редких видов. Тем не менее этот автор все же приводит данные по корреляции между покрытиями черники и кислицы (стр. 76). Оценки разных исследователей даже при простой процедуре определения общего покрытия расходятся на 25% и даже у одного и того же исследователя значительно разнятся (Грейг-Смит, 1967 : 18). 3. Между экземплярной численностью видов на единицу площади. Численность — объективный признак, вычисление корреляций тоже очень трудоемкое. При одновременном учете веса и численности затрата времени меньше, чем при учете раздельном. Комбинированный учет может считаться перспективным. Так, по моим наблюдениям, андромеда в сфагновых мочежинах при высоте стеблей всего до 10 см дает значительную плотность их, а на сосново-сфагновых болотах при малой плотности высота ее достигает 20 см и более. 4. Между встречаемостью видов на площадках. Этот метод, примененный автором в настоящей статье, мало трудоемок, объективен и обеспечивает легкое получение массового материала для установления характера сопряженности между видами на широком диапазоне их экологических амплитуд.[1] Привлечение данных других методов (например, определения численного обилия) может детализировать картину, которую дает учет сопряженной встречаемости. Сопоставление сопряженности между парами (или группами) видов в рядах сообществ-близнецов (табл. 1)

ТАБЛИЦА 1

Положительная (+) и отрицательная (—) сопряженная встречаемость видов в трех группах травяно-осоковых ассоциаций в Фенноскандии (в процентах от общего числа площади, Q — число площадок); составил Н. Я. Кац (1930) по описаниям ряда авторов

Вид	Травяно-осоковые ассоциации со сфагнами		Травяно-осоковые ассоциации с бурыми мхами		Голые (без сплошного покрова мхов) травяно-осоковые ассоциации	
	Q = 82 +	Q = 367 +	Q = 16 +	Q = 24 —	Q = 48 +	Q = 101 —
Евтрофные болотные виды						
1. *Calla palustris*	4.9	0.3	12.5	—	27.3	5.9
2. *Comarum palustre*	53.7	6.5	50.0	8.3	37.8	7.9
3. *Epilobium palustre*	9.8	—	12.5	—	8.4	1.0
4. *Viola palustris*	26.8	0.5	12.5	—	31.4	2.0
5. *V. epipsila*	6.1	—	43.8	—	10.5	1.0
6. *Carex canescens*	24.4	3.2	31.3	16.7	31.3	1.0
7. *Potentilla erecta*	13.4	1.6	6.3	—	23.1	1.0
8. *Galium palustre*	6.1	—	37.5	—	12.6	—
Олиготрофные виды сфагновых болот						
9. *Andromeda polifolia*	24.4	66.5	—	2.5	4.2	13.9
10. *Calluna vulgaris*	3.7	7.3	—	—	6.2	6.9
11. *Erica tetralix*	6.1	13.3	—	4.2	2.1	14.9
12. *Oxycoccus palustris*	54.9	67.3	18.8	33.3	14.3	16.8
13. *Drosera rotundifolia*	22.0	35.4	12.5	41.7	2.1	8.9
14. *Rubus chamaemorus*	—	14.4	—	—	2.1	3.0
15. *Eriophorum vaginatum*	15.9	58.0	—	—	2.1	10.9

[1] Данные о том, как меняется характер сопряженности между членами одной пары видов в резко отличных условиях, приводятся у Л. И. Воронцовой (1968) Б. М. Миркина и др. (1970).

делает излишним применение сложных и, думается, не всегда убедительных математических манипуляций, к которым теперь очень часто прибегают.

Сопряженность видов изучалась автором: 1) на болотах в сообществах-близнецах, имеющих одинаковые доминанты (виды с наибольшим покрытием) в одних ярусах и разные в других; 2) в типе ельника-кисличника. Во всех случаях вычислялась встречаемость видов, т. е. процент площадок 1 или 4 м², на которых встретился данный вид по отношению к общему числу площадок. В одних случаях (табл. 1) числа встречаемости не обрабатывались дальше и по ним непосредственно устанавливался тип сопряженности. В других случаях (табл. 2) после обработки вычислялось, насколько чаще (или реже) встречается данный вид с другим любым видом, чем без него. В обоих случаях манипуляций мы устанавливали, сопряжены ли виды положительно или отрицательно. В табл. 1 мы устанавливаем 2 типа сопряженности — положительную и отрицательную. Вычислять сопряженность можно или между одним видом и целой группой видов (табл. 1) или между парами видов (табл. 2).

Поясним табл. 1 на примере. Встречаемость *Comarum* в трех колонках со знаком плюс, где отмечен по меньшей мере один из семи близких к нему экологически евтрофных видов, равна 53.7, 50, 37.8%. В колонках со знаком минус встречаемость *Comarum* малая — всего 6.5, 8.3, 7.9%. При этом он отмечен на площадках без других евтрофных видов. Следовательно, *Comarum* сопряжен с этими видами положительно, т. е. встречается с ними чаще, чем без них. Но в колонках со знаком минус как раз часты виды другой экологической группы — олиготрофные (9—15). Значит, *Comarum* сопряжен с группой олиготрофных видов отрицательно, как и все другие евтрофные виды. Олиготрофные же виды сопряжены между собой положительно. Тройная повторность сопряженности показывает, что связь между видами закономерна. Подчеркнем еще раз, что математические выкладки излишни. Поясним, как получались числа. *Calla* встретился в травяно-осоковых ассоциациях со сфагном на 82 площадках совместно с видами 2—8 4 раза (абсолютные числа в таблице не даны). Отсюда встречаемость его =4/82, т. е. 4.9%. Совместно же с видами 9—15 на 367 площадках *Calla* встретился всего 1 раз. Отсюда его встречаемость равна 1/367 или округленно 0.3%.

В табл. 2, в отличие от табл. 1, сопряженность вычислялась отдельно для каждой пары видов — одного вида из вертикального (а) ряда, а другого — из горизонтального (б). Цифры обозначают отношение встречаемости вида (а) на площадках, где присутствует его напарник — вид (б) к встречаемости (а) на всех площадках кисличного типа. Если это отношение выше единицы, то сопряженность между (а) и (б) положительная. Если это отношение меньше единицы, то сопряженность между (а) и (б) отрицательная. Поясним, как вычислялась сопряженность на примере *Aegopodium* и *Asarum*. Первый вид встретился на 46 площадках, на которых зарегистрирован второй вид, 7 раз.[1] Всего же, т. е. на 211 площадках, описанных в кисличном типе, *Aegopodium* отмечен 16 раз. Находим отношение 7/46 : 16/211. Оно равно 1477/736, т. е. округленно 2. Значит, *Aegopodium* на площадках, где присутствует *Asarum*, встречается вдвое чаще, чем на 211 площадках кисличного типа. Другими словами, эти 2 вида сопряжены положительно. Ту же цифру 2 получим и для *Asarum*. На площадках с *Aegopodium Asarum* встретился 7 раз, а на 211 площадках, где кислица, — 46 раз. Отсюда отношение $7/16 : 46/211 = 7 \cdot 211/16 \cdot 46 = 2$. Совершенно очевидно, что некоторая разница в методике вычисления сопряженности по сравнению с приведенными выше примерами (табл. 1) не меняет сути дела. Не изменило бы положения, если вычислять встречаемость не на всех 211 площадках типа *Oxalis*, а на тех, на которых встретился один напарник. В последнем случае лишь несколько увеличились бы коэффициенты положительной сопряженности. Например, для пары ви-

[1] Число площадок, где виды встретились попарно, приведены лишь в примерах.

ТАБЛИЦА 2

Положительная и отрицательная сопряженность пар видов на 211 площадках в кисличном ельнике, Горьковская обл., данные Н. Я. Кац (1943)
(1—62 — цифры, обозначающие число площадок)

Вид	*Aegopodium podagraria*	*Asarum europaeum*	*Asperula odorata*	*Carex pilosa*	*Milium effusum*	*Orobus vernus*	*Paris quadrifolia*	*Pulmonaria obscura*	*Viola mirabilis*	Среднее	*Goodyera repens*	*Linnaea borealis*	*Lycopodium annotinum*	*Melampyrum pratense*	*Vaccinium myrtillus*	*V. vitis-idaea*	Среднее
	16	46	10	19	8	10	4	10	6	—	18	62	1	22	54	29	—
1. *Aegopodium podagraria*	—	2.0	4.0	2.8	1.6	0	3.1	4.0	2.2	2.5	0.7	0.6	0	0.6	0.5	0.6	0.5
2. *Asarum europaeum*	2.0	—	2.3	1.7	1.7	3.7	2.3	3.2	3.0	2.5	0.5	0.8	0	0.6	1.4	0.6	0.6
3. *Asperula odorata*	4.0	2.3	—	1.1	0	0	0	6.3	0	1.7	1.2	1.0	0	0	1.6	0	0.6
4. *Carex pilosa*	2.8	1.7	1.1	—	1.4	3.3	2.8	4.4	3.7	2.6	0.6	0.9	0	1.0	0	0	0.4
5. *Milium effusum*	1.6	1.7	0	1.4	—	2.6	0	2.6	4.4	1.8	0	0.8	0	1.2	1.0	1.1	0.7
6. *Orobus vernus*	0	3.7	0	3.3	2.6	—	5.3	6.3	10.5	4.0	0	1.0	0	0.9	0.4	0	0.4
7. *Paris quadrifolia*	3.1	2.3	0	2.8	0	5.3	—	5.3	17.6	4.6	0	0.8	0	0	0	0	0.1
8. *Pulmonaria obscura*	4.0	3.2	6.3	4.4	2.6	6.3	5.3	—	7.0	4.9	1.2	0.7	0	1.9	1.6	0	0.9
9. *Viola mirabilis*	2.2	3.0	0	3.7	4.4	10.5	17.6	7.0	—	6.0	0	1.7	0	1.6	0	0	0.5
Среднее	2.5	2.5	1.7	2.6	1.8	4.0	4.6	4.9	6.0	3.4	0.5	0.9	0	0.9	0.7	0.3	0.5
10. *Goodyera repens*	0.7	0.5	1.2	0.6	0	0	0	1.2	0	0.5	—	1.3	0	2.1	1.7	4.4	1.9
11. *Linnaea borealis*	0.6	0.8	1.0	0.9	0.8	1.0	0.8	0.7	1.7	0.9	1.3	—	0	0.6	1.7	2.1	1.1
12. *Lycopodium annotinum*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	9.5	0	0	1.9
13. *Melampyrum pratense*	0.6	0.6	0	1.0	1.2	0.9	0	1.9	1.6	0.9	2.1	0.6	9.5	—	0.7	2.0	3.0
14. *Vaccinium myrtillus*	0.5	1.4	1.6	0	1.0	0.4	0	1.6	0	0.7	1.7	1.7	0	0.7	—	2.6	1.3
15. *V. vitis-idaea*	0.6	0.6	0	0	1.1	0	0	0	0	0.3	4.4	2.1	0	2.0	2.6	—	2.2
Среднее	0.5	0.6	0.6	0.4	0.7	0.4	0.1	0.9	0.5	0.5	1.9	1.1	1.9	3.0	1.3	2.2	1.9

дов — *Aegopodium* и *Asarum* коэффициент сопряженности получился бы такой: 7 / 46 : 9/165=7·165/46·9=2.8.

Из табл. 2 видно, что 9 близких по своей экологии требовательных к почве видов широколиственных и широколиственно-еловых лесов сопряжены между собой положительно, как и виды 10—15, обычные для ельников на более бедной почве, тоже близкие друг к другу экологически. Коэффициент сопряженности между видами первой группы равен в среднем 3.4, а между видами второй группы — 1.9. Но межгрупповой коэффициент сопряженности всего 0.5. Значит, виды первой и второй групп сопряжены между собой отрицательно. Отдельные уклонения от общей закономерности, вероятно, объясняются недостаточным количеством площадок.

Положение, что совместное присутствие растений на малых площадках в 1 и 4 м² зависит от общей экологии растений и что, наоборот, различная экология препятствует совместному произрастанию на маленьких площадках видов экологически различных групп, было сформулировано еще в 1929 г. (N. Katz), а позднее в 1943 г. развернуто на новом материале (табл. 2).

2. Зависимость ареалов, площади и экологии сообществ от ареалов и экологии их компонентов

Ареалы сообществ и видов. Вереск — обычная доминанта сосняков и сфагновых болот на северо-западе лесной зоны Европы. Ближе к Уралу он растет лишь в сосновых борах. Таким образом, граница его ареала на востоке на болотах связана с изменением его экологии.[1] *Sphagnum cuspidatum* — обычная доминанта сфагновых мочежин на западе лесной зоны европейской части СССР. В РСФСР далее к востоку он теряет свое значение как доминанта, уступая место *S. balticum* и *S. dusenii*. В отличие от вереска экология *Sphagnum cuspidatum* за пределами его массового ареала, видимо, заметно не меняется. Он становится лишь редким.

Площадь сообществ и экология видов. Понятно, что площадь ассоциации зависит от площади ее доминант. Так, *Sphagnum tenellum*, довольно частый на юге советской части Прибалтики, образует здесь пятна всего лишь в несколько сотен кв. см, так же как это наблюдается и под Ленинградом. Однако небольшие участки той или иной ассоциации зависят не только от малых площадей, занимаемых ее доминантами, как в примере со *S. tenellum*, но и от того, насколько близки экологически доминанты ассоциации. Приведем пример (Katz, 1929). В РСФСР в северной Прибалтике на сфагновых торфяниках ассоциация Calluna — Sphagnum fuscum играет большую роль. Оба вида — обитатели довольно высоких, сравнительно сухих кочек, другими словами близки по своим требованиям к влаге. Ассоциация вереска с более влаголюбивым, чем *S. fuscum*, сфагном — *S. magellanicum* занимает меньшую площадь, чем предыдущая ассоциация. Обе доминанты — вереск и *S. magellanicum* довольно резко отличны по своим требованиям к влаге. Наконец, ассоциация вереска с наиболее гигрофильным *S. balticum* встречается лишь маленькими участками (фрагментами). Таким образом, чем более сходны требования к влаге цветкового растения и сфагна, тем больше площадь ассоциации, которую они образуют. Приведем еще пример.

Из табл. 3 видно, что ассоциация гигрофильной шейхцерии с 3 гигрофильными сфагнами занимает в мокрых сфагновых мочежинах бóльшую площадь, а ассоциация шейхцерии с менее гигрофильным *S. magellanicum* распространена ограниченно. Из приведенного примера видно, что чем ближе экологически виды, тем больше площадь образованной ими ассоциации.

---

[1] Тундровик минеральной почвы *Arctous alpina* собран Е. И. Скобеевой на Камчатке на торфе (гербарий).

ТАБЛИЦА 3

Площади ассоциаций шейхцерии со сфагнами в процентах длины таксационных линий в Ленинградской области (по данным И. Д. Богдановской-Гиенэф, 1928)

Ассоциация	Кленнское болото	Таменгонтское болото	Глубина стояния воды, см
Scheuchzeria—Sphagnum magellanicum . .	0.6	0.8	10—17
Scheuchzeria—Sphagnum balticum	7.0	11.6	4—11 (средняя—7)
Scheuchzeria—Sphagnum dusenii+Sphagnum cuspidatum	6.4	1.1	На поверхности
Длина таксационных линий, м	400	250	—

3. Устойчивость сообществ во времени и составах компонентов

Первый пример. На сфагновых торфяниках с сосной в Калининской области обычна мозаика двух сообществ — на небольших кочках с моховым ковром — из *S. magellanicum* и в западинках со *S. angustifolium*. В залежи под этим мозаичным комплексом, по данным З. Ф. Руофф (1934), чередуются по вертикали прослойки торфа, соответствующие этим двум сообществам, а именно: более разложившегося из *S. magellanicum* с древесиной сосны и менее разложившегося со *S. angustifolium*. Чередование описанных прослоек в залежи прослеживается до пограничного горизонта, образовавшегося примерно 2500 лет назад. Для нас важно, что в течение длительного времени, порядка 2500 лет, на торфянике существовал описанный мозаичный комплекс при многократной смене за это время на одном и том же месте сообществ кочек и межкочий.

Второй пример. В верхней метровой толще сфагнового торфяника в Южной Финляндии прослойки сфагнового торфа повышенной разложенности с остатками вереска чередуются с мало разложившимся торфом из *Sphagnum fuscum* не менее 12 раз. Принимая время образования метровой толщи в тысячу лет, продолжительность цикла, включающего 2 соседние прослойки разного состава и разложенности, определяется примерно 90 годами (Tolonen, 1971).

Третий пример. Согласно интересным данным по абсолютному возрасту, определенному по C_{14} (Aartolahti, 1967), на сфагновых болотах Финляндии возникновение гряд и мочежин происходило в 2 периода — около 3200—3100 лет тому назад и около 2100 лет. 2 сообщества мочежин Sphagneta baltici и S. cuspidati, как показывает анализ торфа, за период от указанных рубежей до настоящего времени сменяли друг друга до 6 раз. Длительность существования сообществ, вычисленная мною путем интерполяции приведенных дат, такая (в годах):

	Максимум	Минимум	Среднее	Число подсчетов по 4 шурфам
Sphagneta baltici	840	245	414	9
Sphagneta cuspidati . .	820	234	425	9

Сообщество гряд — Sphagneta fusci более устойчиво. Оно не только перманентно существовало на грядах до настоящего времени, но и до их формирования покрывало мелкокочковатый торфяник.

В отличие от данных Артолати, на сфагновых болотах европейской части РСФСР смена во времени торфов гряд и мочежин имела место чаще под современными мочежинами, реже под грядами (Кац, 1934а). Подобную смену наблюдала на шурфах и З. Ф. Руофф (1934). На основании мощности торфов можно оценить время существования гряд и мочежин на одном месте иногда несколькими тысячелетиями. С другой стороны, указаны современные «(вторичные»)» мочежины, отложившие слои торфа из *Sphagnum balticum* мощностью не более 1 м (Богдановская-Гиенэф, 1936; Абрамова, 1967). Учитывая малую спресованность подобных торфов, следует считать, что время их отложения было непродолжительным.

Остановимся на вопросе о длительности фаз развития лесов. На пыльцевых диаграммах выделяют фазы развития лесного покрова. Если считать, что каждой фазе отвечает определенный отрезок пыльцевой диаграммы, или «зона», как ее называют, то для древнейших голоценовых торфяников, например у Мелехова (Нейштадт и др., 1965б), выделяются 12 зон, охватывающих 12 000 лет. Отсюда средняя продолжительность зон, т. е. фаз развития лесов, близка к 1000 лет.

О длительности смен растительности при зарастании водоемов и времени образования отложений, запечатлевших эти смены, имеется ряд данных. Приведем некоторые примеры. Зарастание мелких водоемов и превращение их в болото в умеренной зоне происходит быстро, на глазах у людей,[1] иногда в течение нескольких десятков лет. Сокращение зеркала глубоких водоемов ледникового происхождения устанавливают сравнением планов, полученных в разное время. Для оз. Святого в бывш. Тверской губ. этим методом определено сокращение площади за 400 лет с 340 га до 180 га, а для Польши установлено уменьшение озерной площади на 70—90%, при том за счет эрозии и денудации, т. е. процессов, связанных с развитием гидрографической сети (Щукальский, 1956). Отметим, что за долгий период жизни обширных и глубоких водоемов значение этих факторов часто перекрывает роль растительности в зарастании. Данные по абсолютной хронологии динамики водоемов с применением метода C_{14} отрывочны. Приведем некоторые расчеты, сделанные на основании данных М. Кабайлене для нижней части торфяника Литвы (Шулия, 1970).

Слой илистого сапропеля (выше его опесчаненный торф)	6750—3700 лет до наших дней
Слой песчанистого сапропеля	8450—6750 «
Слой песчанистого торфа со слоем песка сверху . . .	11800—8450 «

Так как границы слоев несколько не совпадают с уровнями, где брались пробы для определения возраста, нами допущена некоторая интерполяция. Еще пример. Время, в течение которого отлагалась торфянистая гиттия на Берендеевом болоте близ Переяславля Залесского — около 1300 лет (5400—4100 лет до н. э.) (Кац и Кац, 1969). При определении возраста гиттии авторы воспользовались определениями абсолютного возраста, полученными на том же болоте (Нейштадт и др., 1965а).

4. К вопросу о классификации фитоценозов

Следует различать 2 категории фитоценозов (Кац, 1971): 1) с гомоэкологическими компонентами назовем — гомоэкологические фитоценозы и 2) с гетероэкологическими компонентами (гетероэкологические фитоценозы). Оговоримся, что гомоэкологические виды имеют близкую, но не одинаковую экологию. В приведенном выше примере (табл. 3) шейхцерия и 3 вида сфагнов являются светолюбивыми олиготрофными, ацидофильными и гигрофильными растениями, а сообщества шейхцерии

[1] В окрестностях Миасса (Челябинская обл.) на зарастающем озере из 7 плавающих островов остались подвижными лишь 2 (наблюдения в течение 8 лет). Другой пример: на оз. Выгоновском (Беловежский заповедник), по наблюдениям Н. С. Смирнова, за последние 11 лет водная поверхность озера сократилась с 30% общей площади болота до 10% площади.

с этими сфагнами являются гомоэкологическими сообществами. Как указано выше, последние занимают значительные площади и устойчивы во времени. Сообщество же мезофильного вереска с гигрофильным *Sphagnum balticum* — гетероэкологическое. Оно встречается редко, фрагментами и неустойчиво во времени, как неустойчив от года к году и водный режим узкой полосы между сфагновыми грядами и мочежинами, где это сообщество встречается. Другой пример гомоэкологического сообщества. Ель и черника — оба мезофиты, омброфилы, в основном ацидофилы, а тип леса ельник-черничник — ведущий для целой подзоны средней тайги. Из приведенных выше данных Артолати (Aartolahti) и Руофф видно, что не только гомоэкологические сообщества узкого объема, но и мозаичные комплексы близких экологически ассоциаций бывают устойчивы во времени.

Вопросы, касающиеся специфичности взаимоотношений между растениями, конкуренции между ними, «терпеливости» их друг к другу, регенерации, роли вегетативного и семенного размножения были рассмотрены нами ранее (Кац, 1957) и поэтому здесь не обсуждаются.

5. О типах взаимоотношений у растений

К о с в е н н ы е о т н о ш е н и я. У растений обычны косвенные отношения через посредство среды, измененной ими самими. Ель в лесу создает световой режим под своей кроной, изменяет свойства корнеобитаемого слоя почвы, сфагнум откладывает кислый, насыщенный застойной водой, постоянно нарастающий торф. Обе доминанты — ель и сфагнум — создают определенную среду для себя и своих спутников и, значит, близки к ним экологически. Однако наряду с этим существуют, особенно в нарушенных ценозах, также конкуренция и неблагоприятные взаимовлияния. Имеются они и в сбалансированных ценозах, где все же преобладают отношения зависимости и благоприятствования. Здесь обычны и отношения переменного знака, на что в свое время мы указывали (Кац, 1957). К этому же типу отношений принадлежат случаи, описанные Г. И. Дохман (1966) и А. А. Шаховым (1947).

Отношения растений классифицируют по-разному. Так, биотические связи бывают полезны или вредны для обоих участников или благоприятны для одного, а для другого безразличны или вредны (Беклемишев, 1951); или различают связи по типу контакта корней или надземных органов, далее рассматривают воздействие только через сближение, через мертвые остатки или через прижизненные выделения, или, наконец, имеют в виду конкуренцию (Сукачев, 1956). Часто делят отношения сначала на прямые (например, паразитизм и др.) и косвенные — через изменение среды (Шенников, 1950), а дальнейшие рубрики выделяют по какому-либо другому принципу. Наконец, делят растения на группы по силе их воздействия друг на друга (Раменский, 1938; отчасти Работнов, 1966). В схеме типов взаимоотношений у растений автором учтены наряду с другими также и классификации Йаппа (Yapp, 1925) и Кларка (Clarke, 1959).

Отношения 1,2 и частью 3 (см. схему) односторонне неблагоприятны, необратимы, быстротечны. «Силы» напарников резко неравные. Неравенство сил возрастает справа налево. Конкуренция (4) обоюдно неблагоприятна, «силы» напарников, по крайней мере сначала, мало отличаются. За нейтральным рубежом 5 (независимость) идут отношения благоприятствования и зависимости (6—9), более устойчивые, чем 1—2, типичные для сложившихся ценозов. Переход от 6—7 типов к 8—9 сопровождается увеличением прочности связей между напарниками. Отношение 9 — переход к прямым отношениям (10—13) и близко к 10 типу. Рассмотрим все эти отношения более подробно на отдельных примерах.

1. У н и ч т о ж е н и е (з а г л у ш е н и е). Сеянцы сосны в ельнике, как и луговые травы на опушке леса, заглушаются деревьями и быстро погибают, не доживая до плодоношения.

2. П о д а в л е н и е. Ель на нарастающем сфагновом ковре в возрасте 12 лет была высотой всего 40 см, средний годичный прирост в высоту равнялся 3 см (у дерева же на минеральной почве — 30 см), возраст хвои всего 1—2 года, длина ее — от 3 до 10 мм.

3. У г н е т е н и е. Сосна на сфагновом болоте в отличие от ели образует иногда особую форму в виде куста (f. *pumila*); корневая шейка ее погружена в торф и мох на 40—60 см, над мхом лишь отдельные ветви; общая длина ствола 75—150 см. В отличие от ели эта форма сосны доживает до 60—70 лет и плодоносит и в ряде районов в отличие от первых типов отношений является законным членом сообществ. Будучп угнетена сфагнумом, она существенно на него не влияет, т. е. и взаимоотношения типа угнетения необратимы. Другая же, более рослая прямоствольная форма болотной сосны тоже угнетается сфагнумом, но в свою очередь угнетает сфагнум затенением и отпадом хвои. Угнетает сфагнум и кустарниковидная форма горной сосны *Pinus montana* благодаря загущенному произрастанию в отличие от единично растущей слабоохвоенной f. *pumila*. Примеры с прямоствольной сосной и с горной сосной уже не относятся к типу необратимых отношений.

4. К о н к у р е н ц и я. В густых одновозрастных посадках елок или в группах елей, одновременно выросших из семян в природе, сначала, пока «силы» особей более или менее равны, соревнование (конкуренция) мало проявляется в габитусе деревьев. Дифференцировка стволов по степени развития, принятая в шкале господства Крафта, проявляется позднее, по мере роста. При этом меняется знак отношений — часть особей угнетается, подавляется и, наконец, выпадает вовсе или, иначе говоря, конкуренция сменяется иными отношениями.

5. Н е й т р а л ь н ы е о т н о ш е н и я (независимость). Влияние растений заметно не проявляется: а) при разобщенности в пространстве, если растения не соприкасаются ни над землей, ни под землей; б) при разобщенности во времени («ярусность во времени» В. В. Алехина), когда разные виды в сообществе вегетируют в разные сезоны; в) в случае единичных растений мелкого роста (например, *Goodyera* и *Luzula pilosa* в ельниках) их взаимовлияние практически отсутствует.

6. О д н о с т о р о н н е е б л а г о п р и я т с т в о в а н и е. Деревья, растущие на опушке, защищают от сильных ветров, постоянно дующих от моря к лесу, другие деревья, растущие глубоко в лесу, но сами мало зависят от леса (Алехин—Вальтер, 1936).

7. В з а и м н о е (о б о ю д н о е) б л а г о п р и я т с т в о в а н и е (м у т у а л и з м). Если верно положение Варминга, что моховой по-

С х е м а т и п о в в з а и м о о т н о ш е н и й м е ж д у р а с т е н и я м и

Косвенные отношения									Прямые отношения			
Уничтожение (заглушение)	Подавление	Угнетение	Конкуренция	Нейтральные отношения (независимость)	Одностороннее благоприятствование	Взаимное благоприятствование	Односторонняя зависимость (обусловленность)	Взаимообусловленность (взаимозависимость)	Лианы и растения-опоры	Эпифиты и эпифилы	Симбиоз	Паразитизм
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13

кров в лесу защищает почву от высыхания и этим благоприятствует деревьям, то последние тоже уменьшают испарение моховой дернины и защищают мхи от прямого солнца; мы имеем здесь пример мутуализма.

8. Односторонняя зависимость (обусловленность). Ель создает затенение и почвенный режим, необходимый для лесных трав. Последние, во всяком случае растущие единично, а часто может быть и социально, как кислица, не влияют заметно на ель, по крайней мере на взрослые деревья. Под очень же густыми кронами старых елей лесные травы и мхи нацело исчезают — отношения меняют свой знак.

9. Взаимообусловленность (взаимозависимость). Для многих мхов типично образование дернинок, в которых особи одного или нескольких видов скучены так тесно, что дернина, подобно войлоку, образует систему капилляров, как и отдельная особь с тесно налегающими друг на друга листочками и веточками. Клетки же листочков мха с быстро набухающими от воды стенками тоже подобны системе капилляров первого порядка. При такой системе водоснабжения у многих мхов отдельные особи в природе нежизнеспособны, а их взаимообусловленность — облигатная. Эти отношения близки к таковым у цветковых растений-подушек. Взаимообусловленность — это тип отношений, отчасти переходный от косвенных к прямым.

10, 11, 12, 13. Прямые отношения. Наблюдаются при очень тесном внешнем контакте или при внедрении одного растения в ткань другого (см. схему).

Из приведенного в статье материала вытекает следующее заключение: изучение в природе экологии видов — компонентов сообществ, их ареалов и специфики их отношений является ключем к познанию самих сообществ — их экологии, ареалов, их роли в пространстве, устойчивости во времени.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Т. Г. (1967). Растительный покров — показатель возраста и направления развития комплексов олиготрофных торфяников северо-запада. В сб.: Природа болот и методы их исследования. — Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Алехин В. В.—Г. Вальтер. (1936). Основы ботанической географии. — Беклемишев В. Н. (1951). О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюлл. МОИП, Биология, 56 (5). — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1928). Растительный покров верховых болот русской Прибалтики. Тр. Петергофск. ест.-научн. инст., 5. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1936). Образование и развитие гряд и мочажин на болотах. Сов. бот., 6. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Воронцова Л. И. (1968). Сопряженность типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и полыни белой (*Artemisia lercheana* Web.) в разных экологических условиях южной полупустыни. Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Гордягин А. Я. (1933). Сводный отчет о работах геоботанической экспедиции в Чувашской АССР и прилегающих районах. Уч. зап. Казанск. унив., 93, Ботаника, 1. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Дохман Г. И. (1966). Проявление внутривидовых и межвидовых отношений в биоценозе. Вопр. геогр., сб. 69. — Ильинский А. П. и М. Посельская. (1929). К вопросу об ассоциированности растений. Тр. Бюро по прикл. бот., 20. — Кац Н. Я. (1930). Основные закономерности растительных сообществ и понятие «ассоциация». Бюл. МОИП, Биология, 31. — Кац Н. Я. (1934а). К изучению строения и методики учета торфоподстилочного слоя. Торф. дело, 1. — Кац Н. Я. (1934б). Об основных проблемах и новом направлении современной фитоценологии. Бюлл. МОИП, Биология, 43 (2). — Кац Н. Я. (1943). На пути к познанию структуры лесных фитоценозов. Бот. ж., 28,4. — Кац Н. Я. (1948). Фитоценоз и вид. Бюлл. МОИП, Биология, 53 (2). — Кац Н. Я. (1957). К вопросу о взаимоотношениях между растениями. Бюлл. МОИП, Биология, 62 (4). — Кац Н. Я. (1971). О классификации естественных фитоценозов в связи со свойствами их компонентов. Совещание по классификации растительности. Л., 1971. Тез. докл. — Кац Н. Я., С. В. Кац. (1969). Естественная и антропохорная растительность местообитания неолитического человека на болоте Берендеево. В сб.: Голоцен. К VIII конгрессу Inqua. Париж. — Миркин Б. М., А. В. Денисова, В. В. Гаврилова. (1970). Возможность экологической интерпретации межвидовых сопряженностей. Бюлл. МОИП, Биология, 75 (2). — Нейштадт М. И., Н. А. Хотинский, А. Л. Девирц, Н. Г. Маркова, Э. И. Добкина. (1965а). Берендеево болото (Ярославская область). В сб.: Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена и голоцена. — Нейштадт М. И., Н. А. Хотинский, Н. Г. Маркова, А. Л. Девирц. (1965б). Болото Мелехово (Ярославская область). В сб.: Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена и голоцена. — Работнов Т. А. (1966). Об эколого-биологическом и ценотическом своеобразии видов на примере луговых растений. Тр. МОИП, Биология, XXVII. — Работнов Т. А. (1969). Методы и некоторые результаты изучения лугов в Голландии. Бюлл. МОИП, Биология, 67 (2). — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное геоботаническое исследование земель. — Руофф З. Ф. (1934). Морфология и возраст прослоек в верхней толще сфагнового торфа среднерусских болот. Тр. Н.-и. торф. инст. (Инсторф), 14. — Сукачев В. Н. (1956). О современных проблемах изучения растительного покрова. Бот. ж., 41,4—6. — Уранов А. А. (1935). О сопряженности компонентов растительного ценоза. Уч. зап. факульт. естествозн. МГПИ, 1. — Шахов А. А. (1947). Борьба за существование в ценозе галофитов. Сов. бот., 15, 4. — Шенников А. П. (1950). Экология растений. — Шулия К. (1970). Радиоуглеродная хронология и развитие котловины озера Бебрукас Литовской ССР в голоцене. В сб.: История озер. Тр. Всесоюзн. симпоз. по основн. пробл. преснов. озер. — Щукальский И. (1956). Об отмирании озер в Польше. Geogr. szkole, 3. — Aartolahti T. (1957). On dating the genesis of peat banks and hollows in the raised bogs of southwestern Finland. Comptes rendus de la Société géologique de Finlande, 39. — Bertsch K. (1925). Das Brunnenholzried. Veröffentlich. der staatl. Stelle f. Naturschutz beim Würtemb. — Landesamt f. Naturdenkmalfpege, H. 2. — Clarke G. (1959). Elements of ecology. — Katz N. J. (1927). Die Sphagnum-Moore im nördlichen Teile des Moskauer Gouvernements. Bull. de la Soc. des natural. de Moscou. N. Sér., 36. — Katz N. (1929). Die Zwillingsassoziationen und die homologen Reihen in der Phytosoziologie. Ber. d. Deutsch. botan. Gesell., LVII, 3. — Tolonen K. (1971). On the regeneration of north-european bogs. I Acta agralia fennica, 123. — Yapp R. H. (1925). The inter-relations plants in vegetation and the concept of «association». Veröffentlichungen des Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 3.

Получено 29 III 1972.

SUMMARY

In natural balanced forest and bog coenoses plant species are basically selected according to their requirements to the environments (on the base of similar ecology), changed or created by dominants. Types of indirect relations (through the instrumentality of environment) are as follows: oppression, one-sided or mutually favourable conditions of existence, one-sided or inter-dependence, neutral relations or competition. Such relations as oppression or depression are more typical for the formation or developmental stages of coenoses. Change of sign in relations is typical for plants. Direct relations (lianas, epiphytes), as well as symbiosis and parasitism are not usual for higher plants. The latter two types are similar to those of animals. Struggle (in the narrow sense of the word), characteristic for animals, is not typical for plants.

Studying plant ecology we establish why associations of plant species, ecologically alike, are very stable in time, and, on the contrary, combinations of heteroecological species are momentary and occupy less areas; why in the association plant species with similar ecology are usually found together, but with different ecology — separately.

УДК 581.526.53 : (571.651)581.526.534+551.791 : 581.526.53 : 581.526.534

Б. А. Юрцев

СТЕПНЫЕ СООБЩЕСТВА ЧУКОТСКОЙ ТУНДРЫ И ПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ «ТУНДРОСТЕПЬ»[1]

B. A. YURTSEV. STEPPE COMMUNITIES OF CHUKOTKA TUNDRA AND THE PLEISTOCENE «TUNDRA-STEPPE»

В континентальных районах Западной и Центральной Чукотки и в межгорных впадинах бассейна Амгуэмы открыты реликтовые растительные сообщества, образованные лугостепными и криофильно-степными видами (с участием степных *Carex duriuscula*, *Helictotrichon krylovii*) и по своей структуре, сезонной динамике и комплексу прямодействующих факторов принадлежащие к степному типу растительности. Эти сообщества целиком приурочены к сухим щебнистым южным склонам и существуют в типично тундровом окружении. Несколько шире распространены на Чукотке тундростепные сообщества с согосподством степных (в широком смысле) и аркто-альпийских видов. Сравнение с некоторыми аридными высокоарктическими районами арктической Америки и палеогеографический анализ позволяют предложить реконструкции ландшафтов Северо-Восточной Азии для холодно-аридной эпохи позднего плейстоцена. Степные и тундростепные сообщества были распространены намного более непрерывно, чем теперь, но также вне водораздельных пространств; на последних господствовали ксеротермные варианты тундр и Kobresieta; ландшафты отдаленно напоминали таковые высокогорий северной окраины Центральной Азии.

В палеогеографической, геологической, палеоботанической (и шире — палеонтологической) литературе по четвертичному периоду прочно завоевало права гражданства представление о широком распространении в холодные и сухие климатические фазы плейстоцена в перигляциальных и многих экстрагляциальных районах Евразии своеобразных безлесных ландшафтов, отличных от современных тундровых и степных и в то же время во многом сходных с теми и другими, — так называемой «тундростепи». Это представление обосновывается прежде всего закономерной повторяемостью в четвертичных разрезах спорово-пыльцевых спектров «тундростепного типа» (с пониженной ролью пыльцы древесных и кустарниковых пород и повышенной ролью пыльцы злаков, полыней, гвоздичных и других «травянистых» семейств и родов, в Восточной Сибири — пыльцы сибирского плаунка, в более южных районах нередко также пыльцы маревых, эфедры). С теми же отложениями связан так называемый «верхнепалеолитический комплекс» ископаемых крупных и мелких млекопитающих, в котором сочетаются степные, тундровые и некоторые ныне вымершие формы (лошадь, сайга; песец, северный олень, лемминги, овцебык; мамонт, шерстистый носорог и др.). Некоторые авторы (Гитерман, 1963; Боярская, 1965; «The Bering Land Bridge», 1967, и др.) показывают в холодные эпохи плейстоцена на севере Восточной Сибири и Берингии зону не тундр, а тундростепи.

Представлениям о тундростепи, как о зональном, ландшафтном явлении, свойственна та же усредненность, что и самим спорово-пыльцевым спектрам. Остается неясным, что же представляла собою тундростепь: ландшафт с сочетанием тундр и степей, подобных современным, или своеобразный тип растительных сообществ, а в последнем случае — что это за сообщества, какую роль они играли в ландшафтах холодно-сухих эпох плейстоцена, каково было их соотношение с тундрами и степями.

Мною эти вопросы будут рассмотрены в первую очередь применительно к условиям севера Восточной Сибири и Дальнего Востока. Для того чтобы восстановить вероятную картину дифференциации растительного покрова ландшафтов, дававших спорово-пыльцевые спектры тундростепного типа и служивших средой обитания млекопитающих верхнепалеолитического комплекса, следует изучить ландшафтную обстановку современных тундровых районов, в которых и поныне обитают степные элементы флоры и степные сообщества, а затем уже, учитывая специфику палеогеографии позднего плейстоцена, попытаться определить, насколько и чем отличались от современных эти плейстоценовые ландшафты. Материал для выяснения названных вопросов был собран автором и другими сотрудниками Лаборатории Крайнего Севера БИН АН СССР в резко континентальных арктических и субарктических районах Якутии и Чукотки за период с 1956 по 1969 г. и в 1971—1973 гг.; учтены также новые данные по внутренним и восточным районам Чукотского полуострова (1969—1972 гг.).

В настоящее время спор о том, существуют ли степные растения в тундровой зоне и тундровые элементы степного происхождения,[1] разрешен на сугубо фактической основе; решающие материалы были получены в 1964—1973 гг. участниками Чукотского отряда Ботанического института АН СССР, в число которых входил и автор. На Западной Чукотке в тундровой зоне были найдены некоторые типично степные растения; среди них *Carex duriuscula* C. A. Meyer, факт существования которой в тундровой зоне Б. Н. Городков решительно отвергал. Данный вид осоки замещает на востоке европейско-казахстанскую степную осоку *C. stenophylla* Willd. и распространен следующим образом (рис. 1, *А*)[2]: степи Южной Сибири и Северной Монголии, островные степи Центральной Якутии, бассейнов Яны и Индигирки, также верхнего течения Колымы (здесь всюду в горах она не покидает лесного пояса, не поднимается даже в подгольцовый пояс), 5 пунктов на Западной Чукотке (Анюйское нагорье, юго-западная окраина Чукотского нагорья и холмисто-увалистая равнина на западе Чаунской низменности, подзоны южных и типичных тундр), островные степные участки в бассейне среднего и верхнего Юкона, прерии Канады. Другой горностепной вид — злак *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard, близкий сородич евразиатского степного вида овсеца *H. desertorum* (Less.) Pilger, и особенно его горной южносибирской расы — *H. altaicum* Tzvel. (Цвелев, 1968), встречается на степных склонах в окрестностях Якутска (Караваев, 1958), очень обычен в горностепных сообществах бассейнов Яны и Индигирки, где является основной доминантой (однако в подгольцовый пояс также не поднимается); кроме того, этот вид известен из четырех пунктов на Западной Чукотке (р. Энмывеем к северо-западу от г. Билибино; верховья р. Пинейвеем; Иллирнейские озера; пос. Паляваам), повсюду — в качестве основной доминанты реликтовых степных сообществ (здесь растет вместе с *Carex duriuscula*) и, наконец, летом 1972 г. был собран Ю. П. Кожевниковым в двух пунктах бассейна р. Амгуэмы (левобережье) в континентальных межгорных впадинах (рис. 1, *Б*).

Несомненно, что и ряд других типичных степных растений в плейстоцене расселялся через территорию Чукотки и Берингийскую сушу. Так, полынь *Artemisia frigida* Willd. широко распространена не только в степях Казахстана и Сибири, но и в прериях Северной Америки,

---

[1] Расширенный вариант доклада, прочитанного на пленарном заседании IV Всесоюзного геологического совещания по изучению четвертичного периода в г. Хабаровске в сентябре 1968 г.

[1] Наиболее обстоятельно эти вопросы обсуждались Б. Н. Городковым (1939), который, как известно, пришел к отрицательному заключению по обоим из них.

[2] Карты распространения на Чукотке степных растений составлены Н. Н. Тараскиной и автором при участии Ю. П. Кожевникова и В. В. Петровского. Выражаю искреннюю признательность моим товарищам по работе за помощь.

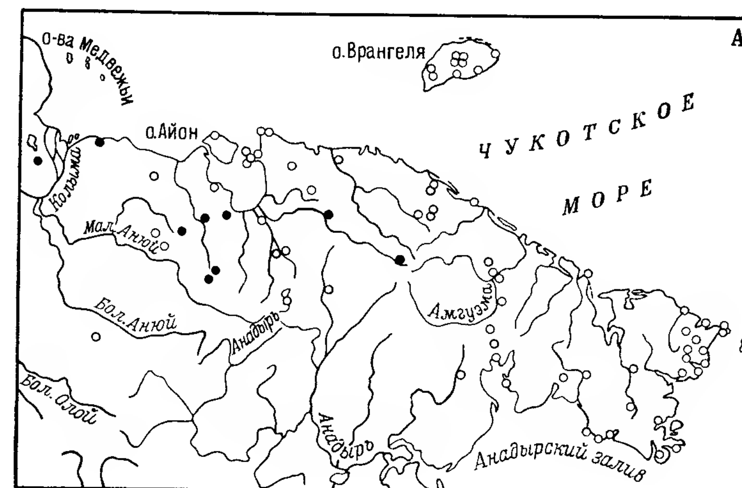


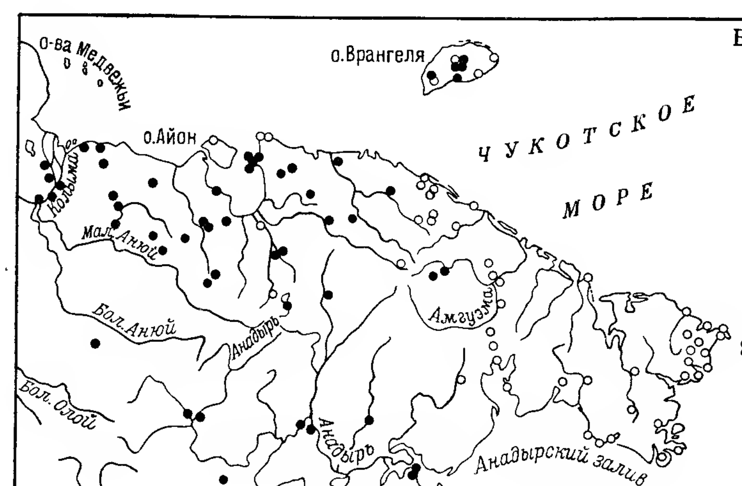




Рис. 1. Местонахождения *Carex duriuscula* C. A. Mey. (*А*). *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard (*Б*) и *Carex obtusata* Liljebl. (*В*) на Чукотке.

Обозначения для рис. 1—3: *черные кружки* — местонахождения вида; *белые кружки* — пункты детальных исследований, где вид не обнаружен.





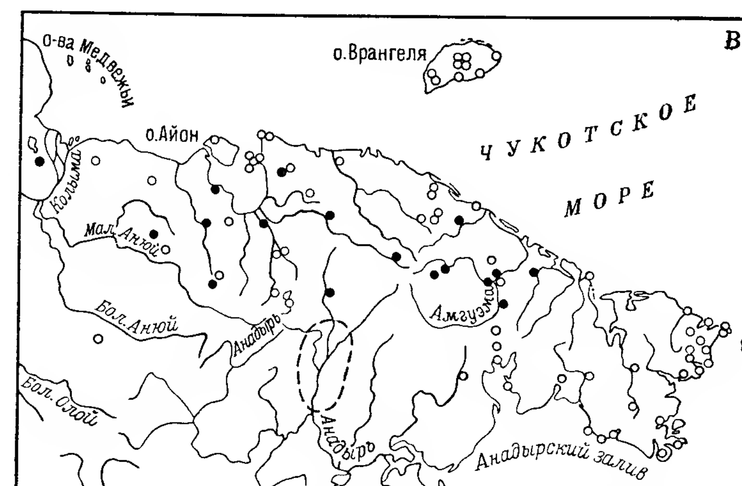


Рис. 2. Местонахождения *Carex pediformis* C. A. Mey. (*А*), *Pulsatilla multifida* (Pritzel) Juz. (*Б*) и *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. (*В*) на Чукотке.

однако между районами среднего течения Индигирки — верховий Колымы и среднего течения Юкона она, по-видимому, не сохранилась.

Распространение типично степных растений в тундровой зоне практически ограничено рамками реликтовых степных сообществ, притом развитых на самых теплых и сухих участках.

Гораздо более богато представлена в тундровой зоне группа так называемых луговостепных растений — таких, как *Festuca lenensis* Drob., *Carex obtusata* Liljebl. (рис. 1, *В*) и *C. pediformis* C. A. Mey. (рис. 2, *А*), *Poa botryoides* Trin., *P. stepposa* Roshev. и *P. filiculmis* Roshev., *Pulsatilla multifida* (Pritzel) Juz. s. str. (рис. 2, *Б*), *Potentilla arenosa* (Turcz.) Juz., *Silene repens* Patr., *Galium verum* L., *Cerastium arvense* L., *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC., *Aster alpinus* L., также *Androsace septentrionalis* L., *Selaginella sibirica* (Milde) Hieron., *Cnidium cnidiifolium* (Turcz.) Schischk., из петрофитов — *Allium strictum* Schrad., *Alyssum biovulatum* N. Busch. Это — растения с более широкой экологической амплитудой, которые в южных районах Сибири и горах Северной Монголии, помимо луговых степей, часто растут в сухих сосновых и лиственничных лесах борового типа, на остепненных лугах, береговых обрывах, скалах и т. д. Однако в тундровой зоне их амплитуда резко сужается и для многих видов ограничена рамками степных и некоторых близких к ним сообществ, в которых они нередко играют роль доминант или содоминант.

Третью важную группу составляют криофильно-степные растения, такие как *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern., *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. (рис. 2, *В*) (subsp. *supina* — типично степное евразиатское растение), *Dracocephalum palmatum* Steph., *Thymus oxyodonthus* Klok., *Phlojodicarpus villosus* Turcz. (рис. 3, *А*), *Calamagrostis purpurascens* R. Br., *Artemisia lagopus* Fisch., *A. kruhsiana* Bess., особые расы *A. tanacetifolia* s. l. и *A. borealis* Pall. s. l., *Arenaria tschuktschorum* Regel, *Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum* Samb., *Potentilla nivea* L. s. l. (восточная раса), *P. tundrarum* Juz. ined., *Draba parvisiliquosa* Tolm., *Smelowskia porsildii* (Drury et Rollins) Jurtz. s. l. (рис. 3, *Б*), *Arabidopsis mollis* (Hook.) O. E. Schulz s. l. и др. (большинство перечисленных видов предпочитает щебнистые субстраты). Многие из этих растений обычно относят к группе аркто-альпийских видов; однако их эколого-ценотический оптимум приходится именно на степные сообщества подгольцового пояса субарктических высокогорий Якутии и степные сообщества тундровой зоны (Чукотка), тогда как в тундровых (зональных и высокогорных) сообществах их роль невелика и встречаются они спорадически (в основном, на сухих щебнистых или песчаных южных склонах, карнизах скал, сухих галечниках, у сусликовин и т. д.). В отличие от большинства представителей предыдущих групп, криофильно-степные растения, как правило, и сейчас могут активно расселяться вне степных сообществ — в континентальных районах тундровой зоны; некоторые более широко расселились в Арктике, чем в горных районах Гипоарктики (например, *Erysimum pallasii*, еще шире — *Poa glauca* Vahl, *Potentilla nivea* L., и др.).

Наконец, упомяну еще об одной интересной группе растений арктической флоры — о видах арктических или аркто-альпийских по своему распространению, но генетически тесно связанных со степными (в широком смысле) видами и группами видов (Юрцев, 1962) и приуроченных обычно к наиболее сухим и теплым вариантам тундр (*Carex rupestris* Bell. ex All., *Kobresia bellardii* (All.) Degl., *Festuca auriculata* Drob., *Artemisia glomerata* Ledeb., *Papaver pulvinatum* Tolm., *Androsace semiperennis* Jurtz., *Lychnis sibirica* subsp. *villosula* (Trautv.) Tolm.; кальцефильные ксерофиты американского происхождения *Lesquerella arctica* (Wormsk.) Wats., *Erigeron alaskanus* Cronq., *Antennaria compacta* Malte, *Carex hepburnii* Boott.; некоторые реликтовые эндемичные виды р. *Potentilla* из родства *P. multifida* L. (также *P. wrangelii* Petrovsky, *P. beringensis* Jurtz., *P. anadyrensis* Juz. и др.) и *Oxytropis* (*O. semiglobosa* Jurtz., неописанные расы из родства *O. scheludjakoviae* Karav. et Jurtz. и *O. vassilczenkoi* Jurtz.) и многие другие. Впрочем, грань между этой группой и предыдущей имеет во многом условный характер.

Область распространения степных сообществ в тундровой зоне[1] очень невелика и почти целиком ограничена Западной Чукоткой, где эти сообщества сейчас выявлены уже в 12 пунктах (рис. 4); крупный очаг распространения степных сообществ обнаружен в долинах р. Амгуэмы (в районе пересечения реки автотрассой Иультин—Эгвекинот) и ее левых притоков (вплоть до истоков р. Телекай, данные Ю. П. Кожевникова). Недавно обнаруженные местонахождения степных сообществ в среднем и верхнем течении р. Паляваам являются связующими. В тундровых районах Якутии степные сообщества практически отсутствуют, хотя они встречаются

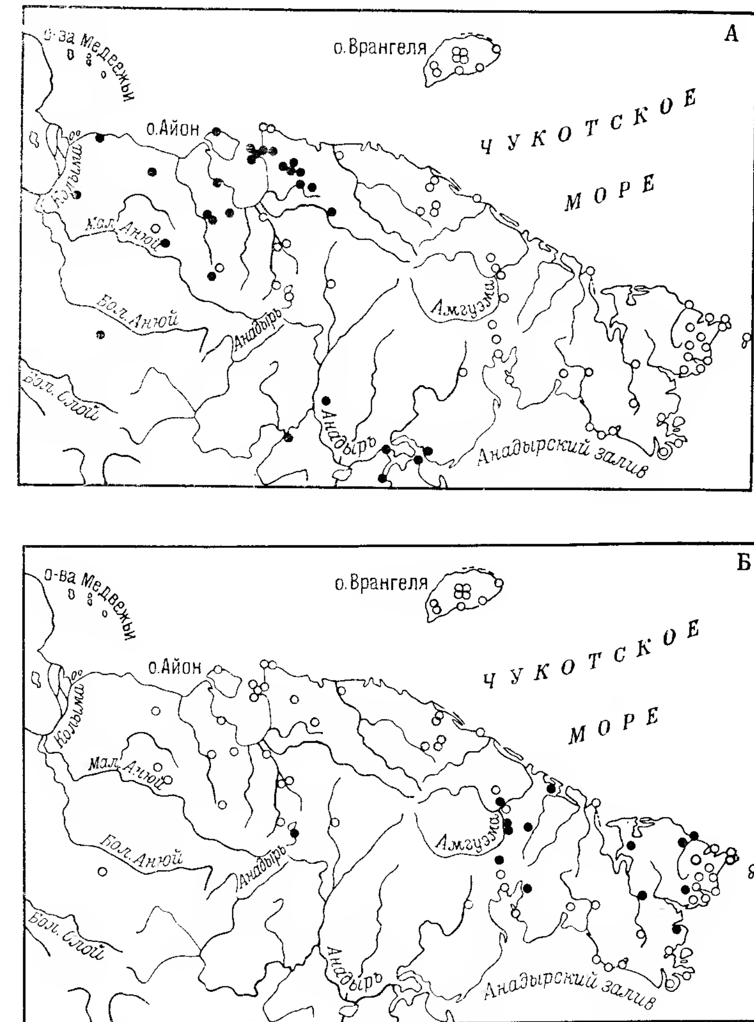


Рис. 3. Местонахождения *Phlojodicarpus villosus* Turcz. (*А*) и *Smelowskia porsildii* (Drury et Rollins) Jurtz. s. l. (*Б*) на Чукотке.

[1] Предположение о том, что степные сообщества могут быть обнаружены на Западной Чукотке (в районе Чаунской губы), было высказано мною в 1961 г. (Юрцев, 1961, 1962) на основании находок в этом районе целого ряда степных растений, сделанных десятилетием ранее И. Шморгуновой. В 1964 г. мне удалось наблюдать и описать эти сообщества в районе г. Певека и пос. Баранихи, а в последующие годы — в целом ряде других пунктов. В тундровых районах СССР степные сообщества ранее не были известны.

в низовьях Лены в долинах ее притоков еще в полосе предтундровых редколесий, а единичные группировки степного типа (скорее — тундростепные) обнаружены и немного севернее границы редколесий — на гористом правом берегу Лены.

Степные сообщества Чукотской тундры несравненно богаче и типичнее. Они зачастую встречаются не только в крупных долинах, но и в долинах малых рек, ручьев и даже береговых оврагов (о. Айон, о. Б. Раутан в Чаунской губе) и удалены на север от северной границы распространения лиственницы до 300—500 км. Они найдены в подзонах северных и южных гипоарктических тундр.

Вне СССР сообщества, которые могут быть названы криофитно-степными, в тундровой зоне известны только из перигляциальных районов юго-западной Гренландии (вершина Зёндре-Стрём-фьорда; Böcher, 1954). Они приурочены здесь к лёссовым южным склонам, в них доминирует

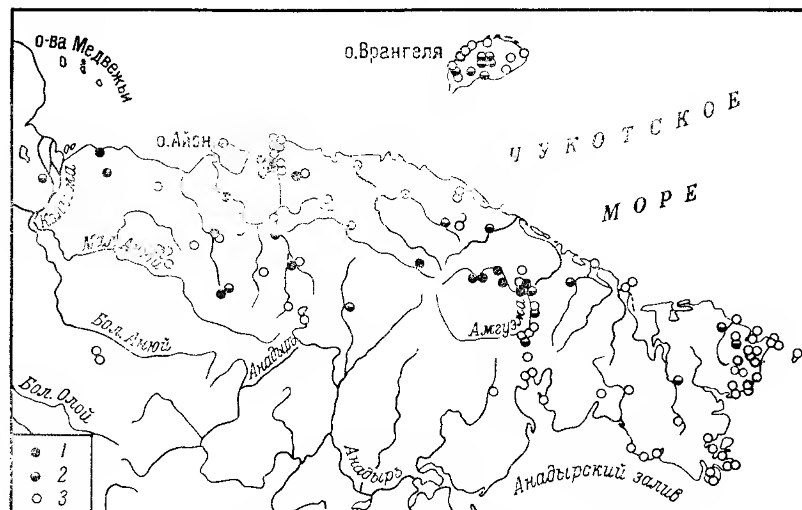


Рис. 4. Распространение криофитно-степных и тундростепных сообществ в Чукотской тундре.

1 — пункты, где обнаружены оба названных типа сообществ; *2* — пункты, где обнаружены только тундростепные сообщества; *3* — пункты ботанических исследований, где не обнаружено ни степных, ни тундростепных сообществ.

криофильно-степная осока *Carex supina* subsp. *spaniocarpa*, прочие компоненты — также криофильно-степные виды (*Calamagrostis purpurascens*, *Roegneria violacea* (Horn.) Meld., *Potentilla chamissonis* Hult., очень близкая к *P. arenosa*, *Artemisia borealis* Pall., *Arabis hoelboellii* Kern., *Arabidopsis mollis*, *Erigeron compositus* Pursh, *Poa glauca*; здесь же встречаются *Campanula rotundifolia* L. s. l., *Cystopteris dickieana* Simm.); участие аркто-альпийских элементов ничтожно (*Melandrium triflorum* (R. Br.) J. Vahl, *Draba aurea* M. Vahl, *Cerastium alpinum* L. subsp. *lanatum* (Lam.), Asch. et Graebn.) Все криофильно-степные растения могли проникнуть в Гренландию вне степных сообществ.

В отличие от своих гренландских аналогов степные сообщества Чукотки включают, как правило, не только криофильно-степные элементы, но и луго-степные и даже типично степные, в ряде случаев являющиеся доминантами этих сообществ. Флористические связи со степными сообществами ультраконтинентальных таежных районов Якутии — самые непосредственные и многообразные (распространение *Helictotrichon krylovii* — самый яркий пример их); достаточно четко прослеживаются флористические связи и со степными группировками бассейна Юкона (*Smelowskia porsildii* (Drury et Rollins) Jurtz. s. l., *Bupleurum americanum* Coult. et Rose и др.). В степных сообществах Чукотки, как правило, отсутствуют или почти отсутствуют аркто-альпийские и арктические виды, подчас господствующие в окружающей растительности; иногда они представлены одиночными формами (так, в степных сообществах долины Амгуэмы найден типично арктический вид — *Draba subcapitata* Simm.).

Приурóченность степных сообществ и на северо-востоке Азии и в Гренландии к относительно низкоширотным районам тундровой зоны с континентальным климатом, по-видимому, объясняется гелиофильной природой этих сообществ и соответственно более интенсивной инсоляцией в низких широтах; тундры Якутии и отчасти Таймыра не менее континентальны, но расположены на несколько градусов севернее. Следует учитывать также бóльшую удаленность материковых тундр Чукотки от полярной окраины шельфа — палеогеографический фактор, имевший большое значение в эпохи крупных регрессий моря.

Все степные участки на Чукотке приурочены к южным, юго-западным и, реже, юго-восточным склонам коренных гористых берегов рек (обычно в местах, не подмываемых рекой непосредственно), высоких аккумулятивных террас аллювиального и флювиогляциального происхождения, глубоких песчаных оврагов, останцовых низких сопок и даже моренных холмов. Почвообразующие породы разные: глинистые сланцы, алевролиты, кислые или средние эффузивы, песчано-галечниковый или песчаный аллювий и т. д. (т. е. обычно это некарбонатные породы). Почва, как правило, густо пронизана корнями, обогащена пылеватыми частицами и нередко имеет каштановую окраску; накопление в дерновом горизонте лёссовидной пыли отмечается даже в тех случаях, когда подстилающей породой является галечник или сланцевый щебень.

Степной характер описываемых сообществ не вызывает сомнений. Он определяется прежде всего значительной видовой общностью с горными степями юга Сибири (главным образом луговыми и криофильными) и, в особенности, с горными степями ультраконтинентальных таежных районов центральной и северо-восточной Якутии, где в число эдификаторов степных сообществ входят также *Stipa decipiens* P. Smirn., *S. capillata* L., *Artemisia frigida* Willd., *Ephedra monosperma* C. A. Mey., *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng. О степной природе сообществ говорит и сам набор жизненных форм (преобладание ксерофильных, мезоксерофильных и криоксерофильных дерновинных злаков, низкорослых видов осок с интенсивно ветвящимися корневищами, образующими плотные парциальные кусты, стержнекорневых ксерофильных видов разнотравья; участие ксерофильных полукустарничков из родов *Artemisia*, *Thymus*, *Dracocephalum*), структура сообществ (см. ниже), сезонная динамика травостоя (наличие позднелетнего «выгорания» его). Сходство в составе, строении и сезонной динамике описываемых сообществ с горностепными определяется прежде всего сходством в комплексе прямодействующих экологических режимов: эффект высокой континентальности климата усиливается здесь повышенным нагревом и иссушением крутых «солнцепечных» склонов, защищенных от северных ветров, но открытых южным. Почвы этих сообществ отличаются от зонально-степных рядом признаков (в частности, составом гумуса), но имеют и немало весьма существенных сходных черт (в частности, высокое накопление кальция даже на некарбонатных горных породах). Степной характер биоценозам придает также присутствие суслика (Cytellus parryi) и саранчовых (впрочем, здесь далеко не специфичных для степных участков). Роющая деятельность суслика, приводящая к накоплению мелкозема на сухих щебнистых южных склонах, иногда также способствует формированию степных сообществ (особенно после того, как норы заброшены).

В литературе иногда высказывается мнение о том, что подобные сообщества таежных и «подтаежных» районов Восточной Сибири не являются собственно степными; В. В. Липатовой и В. Б. Сочавой (1960) для них был предложен специальный термин «степоиды». Названные авторы обосновывают свое мнение, в частности, тем, что рассматриваемые сообщества являются сериальными в лесных районах и в ходе эрозии этих склонов должны уступить место лесам. Однако это лишь аргумент против от-

несения районов, где такие сообщества встречаются в лесном окружении, к зональной полосе лесостепи, но не против признания степной природы самих сообществ; иначе пришлось бы называть леса степной зоны (в которые, кстати, нередко проникают степные виды) «лесоидами» (или «сильвоидами»), а не настоящими лесами. Многие отличия «степоидов» от зональных степей (в частности, нередко не вполне устоявшийся, сериальный характер первых) отпадают, если сравнивать их с горными, а не равнинными вариантами степей. По-видимому, не следует слишком сужать понятие о степном типе растительности, замыкая его рамками сообществ степной зоны (и степных поясов гор), как не следует и распространять его на внешне отчасти сходные, но экологически и флористически чуждые степям сообщества с господством психрофильных и ацидофильных дерновинных злаков (*Nardus stricta* L., *Festuca ovina* L., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.) или, например, криофильных дернообразующих осоковых (виды *Kobresia* и др.).

Большинство авторов признает, что одним из основных истоков степной флоры явились «флорулы» сухих щебнистых южных (безлесных или осветленно-лесных) склонов в континентальных горнолесных областях (неморальных, отчасти же — континентальных таежных). По-видимому, в этих «прастепных» сообществах и зародился степной тип растительности, получивший свое дальнейшее развитие и достигший наибольшего разнообразия уже в сформировавшейся позднее степной области Евразии. Степные сообщества ультраконтинентальных таежных областей Восточной Сибири (и Северной Америки) являются непосредственными дериватами «прастепей» и унаследовали от них немало характерных типов, не известных в степной зоне и общих (частично) с осветленными лесами сухих южных склонов. Однако здесь же встречаются (нередко в качестве основных доминант) и настоящие степные растения, оформившиеся как виды, вероятно, уже в степной зоне; их процветание во многих горностепных сообществах Якутии — наиболее убедительный аргумент за степную природу этих сообществ. Реликтовые степные сообщества тундровой зоны, по-видимому, происходят от степных сообществ ультраконтинентальных лесных районов северной Ангариды; однако в их формировании большую роль должен был сыграть также холодно-аридный период позднего плейстоцена — эпохи расцвета мамонтовой фауны и широкого распространения спорово-пыльцевых спектров «тундростепи».

Степные сообщества в тундровой зоне, даже в самых континентальных ее районах, не являются постоянной составляющей ландшафта, в отличие от того, что наблюдается, например, в Центральной Якутии или на Яно-Оймяконском нагорье. Очень часто они во всей местности могут быть встречены лишь на одном склоне или на одном останцовом холме, где условия для них особенно благоприятны. В число этих условий входят: защищенность от северных и экспонированность южным ветрам, оптимальные экспозиция и крутизна склона, обогащенность делювия мелкоземом, относительная стабильность грунта и т. д.

На самих склонах степные сообщества, как правило, являются лишь одной из составляющих сложной, но закономерной мозаики тундровых, тундро-степных, степных и луговых сообществ, нередко захватывающей также краевую — присклоновую часть водораздела.

Несомненно, что все современные степные сообщества в тундровой зоне имеют реликтовую природу, а ландшафты, включающие их, никоим образом нельзя именовать тундростепью. О реликтовом характере сообществ говорит и значительная нестабильность их флористического состава, касающаяся даже основного набора доминант; при этом, если вид на данном склоне встречается, то он нередко входит в состав не только степных, но и тундро-степных и остепненных тундровых сообществ, подчас достигая значительного обилия особей. Существенные флористические отличия между разными колониями степняков свидетельствуют об известной случайности сохранения последних, о том, что степные растения на Чукотке в недалеком прошлом пережили более критический для себя

период, нежели современный,[1] после чего несколько усилили свои позиции, но в основном в пределах тех южных склонов, где они уцелели. В эпоху наибольшей экспансии бореально-гипоарктических тундровых комплексов степные растения могли находить убежище на самых крутых и подвижных участках щебнистых южных склонов; по-видимому, не случайно значительная часть сообществ с доминированием степных элементов носит сериальный характер (при этом сообщества с доминированием злаков наиболее близки к топо-эдафическому климаксу). Поскольку тундровые виды, как правило, не селятся на степных участках, флористический состав сообществ вообще не богат, варьируя от 10—14 до 20—25 видов сосудистых растений.

Наиболее спорадично распространены типично степные виды *Carex duriuscula* и *Helictotrichon krylovii* (рис. 1, *А*, *Б*), а также некоторые лугостепные и петрофильно-степные — *Carex pediformis* (отчасти и *C. supina* subsp. *spaniocarpa*; рис. 2, *А* и *В*), *Arabidopsis mollis* s. l., *Alyssum biovulatum*, *Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum*, *Cerastium arvense*, *Eritrichium sericeum*, *Artemisia tanacetifolia* s. l. и др.; наиболее постоянны — *Festuca lenensis*, *Agrostis trinii* Turcz. s. l., *Carex obtusata* (рис. 1, *В*), *Potentilla arenosa*, *Galium verum*, *Pulsatilla multifida* (рис. 2, *Б*), *Silene repens* и др. (см. приведенные ниже описания).

Наиболее насыщенной термофильными степными реликтами является степная колония в верховьях р. Пинейвеем (*Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula*, *Eritrichium sericeum*, 3 неописанных еще вида *Potentilla*, *Oxytropis* sp. из секц. *Baicalia* и др.); к ней приближаются степные участки в среднем течении р. Палявам. Западная Чукотка в целом (включая восточное побережье Чаунской губы) выделяется особенно полным представительством степного элемента в ее флоре (присутствие *Carex duriuscula*, *C. pediformis*, *Eritrichium sericeum* s. str., *Phlojodicarpus villosus*, *Plantago septata* Moriss. s. l., некоторых эндемичных видов и рас *Potentilla* и *Oxytropis*). Однако бо́льшая часть степных (в широком смысле) растений Чукотки доходит на востоке до межгорных котловин среднего течения Амгуэмы и ее левых притоков (*Dracocephalum palmatum*, *Artemisia kruhsiana*, *Aster alpinus* s. l.*, *Carex obtusata**, *Silene repens**, *Dianthus repens**, *Festuca lenensis*, *Galium verum* и др.); впрочем, приамгуэмские местонахождения некоторых видов резко изолированы от западночукотских: *Helictotrichon krylovii* (рис. 1, *Б*), *Thymus oxyodonthus*, *Lychnis sibrica*, *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch. (*A. mollis* s. l.), *Artemisia tanacetifolia* s. l.*, *Cerastium arvense**. Несколько западнее Амгуэмы проходят восточные границы распространения на Чукотке *Arenaria tschuktschorum*, *Pulsatilla multifida* s. str. (рис. 2, *Б*; ближайшие родственная раса — в Северной Америке), *Alyssum biovulatum**. Ряд видов (*Calamagrostis purpurascens*, *Cnidium cnidiifolium*, *Festuca auriculata*, *Potentilla* sp. ex aff. *P. multifida*) восточнее Амгуэмы встречается на Чукотском полуострове в единичных пунктах; редки, но сравнительно более обычны и здесь *Androsace septentrionalis*, *Selaginella sibirica*, *Potentilla arenosa*, *P. nivea*, *Erysimum pallasii*. Почти все представители двух последних групп встречаются и на Аляске, тогда как ранее упоминавшиеся виды либо отсутствуют в Америке, либо имеют широкую дизъюнкцию в районе Берингова пролива.

Лугово-степное разнотравье постоянно присутствует в степных сообществах; злаки обычно резко преобладают на наиболее обогащенных мелкоземом участках, мелкие дернообразующие осоки — на более крутых и щебнистых; самый распространенный тип — разнотравно-осочково-

[1] Быть может, таким периодом явилась эпоха среднеголоценового (максимального) потепления при высоком уровне моря (экспансия гипоарктических кустарников и кустарничков, которые и сейчас составляют окружение степных участков; выщелачивание почв склонов при большом количестве летних дождей).

* Звездочкой помечены виды, отсутствующие на Чукотском полуострове, но появляющиеся вновь в бассейне Юкона, как правило, на значительном расстоянии от Берингова пролива.

злаковый (наблюдаемое количество сочетаний доминант весьма велико ввиду уже отмеченной флористической нестабильности степных колоний). Там, где доминируют дерновинные злаки, травостой прерывистый, обычно с листоватыми, мелкими кустистыми и чешуйчатыми лишайниками на просвечивающем голом субстрате; корневищные осоки нередко создают более сплошное задернение. Травостой покрывает от 10—15 до 50—80 (редко 90—95) % площади сообщества.

На закрепленных щебнистых участках, по соседству с охарактеризованными выше степными сообществами, в которых доминируют осоки и злаки, обычно развиты более разреженные группировки с преобладанием петрофитов — трав и полукустарничков (виды полыней, тимьян, змееголовник; с некоторыми оговорками сюда можно отнести и плаунок); их можно объединить в группу петрофитностепных полукустарничково-разнотравных сообществ. Иногда в таких сообществах на щебнистых участках образуется покров эпилитных лишайников. И те и другие составляют зональную группу криофитно-степных сообществ тундровой зоны.

В качестве иллюстрации к сказанному приведу сделанные мною в 1964—1968 гг. краткие описания основных вариантов к р и о ф и т н о - с т е п н ы х с о о б щ е с т в Чукотки (т у н д р о в а я з о н а).

Разнотравно-злаковые сообщества

а) **О п и с а н и е № 5 (29 VI 1968).** Разнотравно-типчаково-овсецовое сообщество. Холмисто-увалистая равнина к югу от Чаунской губы, правый коренной берег р. Пинейвеем, юго-западный склон крутизны 30—35° (средняя часть), участок шириной 5—7 м, длиной 20 м, вытянут поперек склона; ниже — заросль Betula extremiorientalis+Salix glauca с разреженным травяным ярусом из луговых видов, выше — остепненная дриадово-голубично-арктоусовая тундра (с примесью *Helictotrichon krylovii* и *Festuca lenensis*) на более пологом уступе склона. Почва — горностепная дерновая на дресвяном делювии андезитового туфа. Проективное покрытие растительности — 75—80% (в том числе: злаков — 60%, из них овсеца — 35%, типчака — 20%; *Carex pediformis* — 2—3%; *Thymus* — 3—4%, остальное — разнотравье). Между пышных дерновин овсеца и типчака просвечивает дресвяный делювий с редкими слоевищами *Cetraria nivalis*, *Peltigera* sp. и др. С обилием cop.$_2$ — gr. встречен: *Helictotrichon krylovii*; cop.$_1$ — gr.: *Festuca lenensis*; sp.: *Thymus oxyodonthus* (gr.), *Potentilla arenosa*, *Draba cinerea*, *Oxytropis* sp. (ex aff. *O. scheludjakoviae*); sol./sp.: *Carex pediformis* (gr.), *Pulsatilla multifida*; sol.: *Carex obtusata* (gr.), *Selaginella sibirica* (gr.), *Eritrichium sericeum* (gr.), *Rumex graminifolius*, *Galium verum*, *Potentilla nivea*, *Ranunculus affinis*, *Phlojodicarpus villosus*, *Cerastium arvense*, *Minuartia verna*; rarissimae: *Zerna pumpelliana*, *Papaver czekanowskii*, *Dianthus repens*, *Hedysarum obscurum* s. l., *Androsace septentrionalis*, *Senecio campester* s. l.

б) **О п и с а н и е № 1 (22 VI 1966).** Разнотравно-овсецовое сообщество. Северо-Анюйский хребет, гора-останец в широкой горной долине р. Энмынвеем на ее правом берегу ниже устья ручья Встречного (останец был «отрезан» рекой от левобережных гор вследствие перекрытия долины мореной ледника, спускавшегося с соседнего высокого горного гранитного массива по долине ручья Карового; высота останца 50 м, абсолютная отметка его подножья — 500 м); верхняя треть юго-юго-восточного склона имеет крутизну внизу 35°, наверху 20° (склон обращен не прямо к реке, а к нижнему ее течению); ниже по склону — разреженное петрофитно-степное сообщество, на узкой площадке гребня горы — овсецово-типчаково-осочковое степное сообщество (доминируют *Festuca lenensis* и *Carex supina* subsp. *spaniocarpa*). Почва горностепная дерновая скелетная на щебневато-мелкоземистом элюво-делювии серого алевролита. Общее проективное покрытие растительности 80% (в том числе злаков — 65%, из них овсеца — 45%); просветы щебня составляют 15%, почвы — 5%

(на них — редкие слоевища *Cetraria nivalis*, *Parmelia* sp., куртинки *Selaginella sibirica*). Высота травостоя 10 см; участок периодически стравливается оленями. Состав сообщества: cop.$_3$: *Helictotrichon krylovii* (цветет редко); cop.$_1$: *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* (gr.), *Pulsatilla multifida*; cop.$_1$ — sp.: *Festuca lenensis*, *Potentilla arenosa*; sp.: *Poa botryoides* (gr.), *Selaginella sibirica* (gr.), *Silene repens*, *Oxytropis ochotensis*; sol.: *Carex duriuscula* (gr.), *Artemisia kruhsiana*, *Arenaria capillaris*, *Oxytropis vassilczenkoi* (степной экотип); sol. — rar.: *Draba cinerea*; rar.: *Calamagrostis purpurascens* (вегет.), *Potentilla* sp. (ex aff. *P. multifidae*), *Dracocephalum palmatum* (вегет); un.: *Allium strictum* (вегет.).

Разнотравно-злаково-осочковые сообщества

а) **О п и с а н и е № 20 (6 VII 1968).** Разнотравно-типчаково-осочковое (*Carex duriuscula*) сообщество. Холмисто-увалистая равнина на юго-западном побережье Чаунской губы к югу от горы Наглейнын, коренной левый берег долины руч. Встречного, левого притока р. Нгаглойнгывеем, выпуклый участок юго-юго-западного склона (от бровки до начала нижней четверти), крутизна 30°. Размер участка 8×8 м²; внутри участка — фрагмент незабудково-мятликово-кострового сухого луга у заброшенных нор суслика; вокруг участка — бордюр из низкой заросли *Rosa acicularis* с *Dryas punctata* и мхом *Rhytidium rugosum*, ниже — разреженная петрофитно-степная растительность с *Carex obtusata*, *Alyssum biovulatum*, *Arenaria tschukschorum* (общее покрытие 15—20%), переходящая в остепненную пятнистую дриадовую тундру в основании склона. Почва горностепная дерновая (каштановоокрашенная) на мелкоземисто-мелкощебнистом делювии глинистого сланца. Общее проективное покрытие 60—90%, в том числе *Carex duriuscula* — 40—80%. На почве — *Cetraria nivalis*, *Peltigera* sp. (5%), мох *Grimmia* sp. Высота яруса осочки — 5—7 см, типчака — 10—12 см. cop.$_3$ — soc.: *Carex duriuscula* (обильно цветет); cop. — sp.: *Festuca lenensis*; sp. — sol.: *Draba parvisiliquosa*; sol.: *Zerna pumpelliana* (gr.), *Potentilla arenosa*, *Draba cinerea*, *Pulsatilla multifida*, *Alyssum biovulatum*, *Erysimum pallasii*, *Galium verum* (gr.), *Dracocephalum palmatum* (gr.), *Taraxacum* sp.: rarissimae: *Androsace septentrionalis*.

Разнотравно-осочково-злаковые сообщества

О п и с а н и е № 130 (19 VIII 1967). Разнотравно-осочково-типчаковое сообщество. Межгорная котловина среднего течения р. Амгуэмы близ места наибольшего сближения левобережных и правобережных гор (у пересечения реки Иультинской трассой), левый берег реки, средняя часть юго-юго-восточного склона (крутизна 30°) высокой флювиогляциальной террасы. Выше — злаково-осочковое сообщество с преобладанием *Carex obtusata*, чередующееся с участками Kobresieta bellardiae на пологих уступах и кустарничковой тундры — в пологих западинах; ниже — луговинно-кустарничковые тундры, участки ивняков, размытые рекой обрывистые участки. Почва горностепная дерновая на лёссовидном тонком мелкоземе, подстилаемом древними галечниками. Общее проективное покрытие 60%, в том числе злаков — 30%, осочек — 15%; на почве, просвечивающей между дерновинами типчака, — мелкие чешуйчатые лишайники, *Cetraria nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, плаунок *Selaginella sibirica*. Cop.$_{2-3}$: *Festuca lenensis*; cop. — sp.: *Poa botryoides* s. l., *Agrostis trinii* s. l., *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* (gr.), *Cerastium arvense*; sp.: *Calamagrostis purpurascens*, *Carex obtusata* (gr.), *Silene repens*, *Aster alpinus* s. l., *Draba cinerea*, *Selaginella sibirica*; sol.: *Zerna pumpelliana*, *Smelowskia porsildii* s. l., *Potentilla arenosa*, *Astragalus tugarinovii* (вегет.), *Draba subcapitata*, *Arenaria capillaris*, *Oxytropis vassilczenkoi* s. l. (степной экотип), *Bupleurum americanum*, *Papaver* cf. *pulvinatum* (вегет.), *Minuartia arctica*, *Armeria arctica*; rarissimae: *Polygonum laxmannii*, *Oxytropis middendorffii* s. l., на выступах гальки — *Thymus oxyodonthus*, *Dracocephalum palmatum*.

Петрофильные полукустарничково-травянистые сообщества

Описание № 30 (8 VII 1968). Разнотравно-осочково-плаунковое эпилитно-лишайниковое сообщество. Юго-западное побережье Чаунской губы близ горы Наглейнын, склон коренного берега руч. Встречного (см. выше: № 20 от 6 VII 1968), экспозиция западно-юго-западная, крутизна 30°, окраина обнажения сланцев, слабая депрессия; ниже — вороничная щебнистая тундра, выше — редкотравная щебнистая тундра, переходящая в остепненную осочково-дриадовую. Общее покрытие 75—80%, в том числе эпилитных лишайников — 35% (*Cetraria nivalis*, *Cornicularia divergens*, *Ochrolechia* sp., *Stereocaulon* sp. и др.), плаунка — 10%, осочек — 12—14%, разнотравья — 14%. Почва скелетная, на щебне глинистых сланцев. Cop.$_3$: *Selaginella sibirica*; cop.$_{1-2}$: *Carex supina* subsp. *spaniocarpa*; sp.: *Alyssum biovulatum*; sol. — sp.: *Carex obtusata*; sol.: *Festuca lenensis*, *Pulsatilla multifida*, *Dianthus repens*, *Erysimum pallasii*, *Dracocephalum palmatum* (вегет.), *Arenaria tschuktschorum*, *Saxifraga firma*, *S. nivalis*, *Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia arctica*, *Oxytropis vassilczenkoi* s. l., *Myosotis asiatica*; rarissimae: *Festuca brachyphylla*, *Dryas punctata*.

Из приведенных 5 конкретных описаний криофитно-степных сообществ видно, что общее разнообразие степного элемента флоры Чукотки невелико, а общность состава сообществ весьма значительна. Целый ряд криофильно-степных растений и некоторые лугостепные в наиболее континентальных районах Чукотки ведут себя как среднеактивные виды.

Окружение описанных выше степных сообществ южных склонов, как правило, состоит из стабильно повторяющихся элементов. В него входят: 1) разнообразные тундростепные сообщества, замещающие степные там, где иссушение и нагрев меньше (подробнее см. ниже); 2) остепненные зоогенные сухие разнотравно-злаковые луговины — у старых сусликовин; очень часто здесь господствуют *Zerna pumpelliana* (Scribn.) Tzvel., *Agrostis trinii* и др., проникают сюда и более мезофильные виды разнотравья; характерны низкие кустарники — *Rosa acicularis* Lindl., реже — *Ribes triste* Pall., *Dasiphora fruticosa* (L.) Rybd.; 3) остепненные тундры с господством *Kobresia bellardii*, *Carex rupestris* и стелющихся летнезеленых кустарничков — *Dryas punctata* Juz. и *Salix sphenophylla* A. Skv. — всех вместе, либо 1—3 видов из перечисленных; особенно интересны остепненные кобрезиевые «луготундры», напоминающие высокогорные кобрезиевые «пустоши» Центральной Азии и других нагорий засушливых областей, но с менее сплошным задернением, присутствием мезоксерофильных мхов, лишайников, стелющихся кустарничков; сообщества с господством кобрезии сменяют степные либо на более пологих участках склона, с лучшим увлажнением и более интенсивным выщелачиванием, либо над перегибом склона; на самых обдуваемых, малоснежных, нередко также и более щебнистых участках у перегиба склона и в прилегающей части водораздела обычно развиты остепненные пятнистые или куртинные дриадовые тундры, они же часто занимают крутые щебнистые места в верхней части склона; 4) разреженная растительность скал и подвижных щебнистых осыпей (нередко с фрагментами растительной дернины в микрозападинах), связанная переходами с петрофитностепными группировками и куртинными дриадовыми тундрами; 5) сообщества стелющихся гипоарктических кустарничков (вороника, брусника, голубица, альпийская толокнянка, реже — багульник), обычно с участием растений тундровых луговин (*Arnica iljinii* (Maguire) Iljin, *Artemisia arctica* Less., *Myosotis asiatica* (Vest.) Schischk. et Serg. и др.) — в верхних, более выщелоченных и сухих частях западин; 6) олуговелые заросли кустарников — в нижних, более влажных и снежных частях тех же западин или в нижней части склона; господствуют ива *Salix glauca* L. и мелкокустарниковые виды березы (*Betula exilis* Sukacz. из секц. *Nanae*; в верховьях р. Пинейвеем, среднем течении р. Паляваам, верховьях р. Телекай и др. — *Betula extremiorientalis* Kuzen. из секц. *Fruticosae*); обычна *Rosa acicularis*; *S. glauca* нередко внедряется и в кобрезиевые «луготундры» и в зоогенные луговины.

Любопытно, что совершенно та же комбинация сообществ характерна и для континентальных перигляциальных районов юго-западной Гренландии (Böcher, 1954).

Если в ультраконтинентальных лесных районах Якутии (включая и пояс подгольцовых редколесий) степные сообщества обычно составляют резкий контраст окружающей растительности, то в тундровой зоне нередко можно наблюдать все переходы между степными и тундровыми сообществами. Уже в самих степных сообществах здесь часто присутствуют помимо криофильно-степных также отдельные более засухоустойчивые аркто-альпийские виды — *Papaver czekanowskii* Tolm., *Artemisia glomerata* Ledeb., *Pedicularis amoena* Adams и др.; в степных сообществах песчаных склонов, как правило, присутствуют тундровые псаммофиты — *Koeleria asiatica* Domin, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip., *Armeria arctica* (Cham.) Wallr., *Rumex graminifolius* Lamb. и др. (о. Айон, о. Б. Раутан).

Тундростепными я называю сообщества с господством степных и аркто-альпийских видов; представителями последних обычно являются *Carex rupestris*, *Kobresia bellardii*, *Dryas punctata*. Лугостепные или криофильно-степные доминанты: из осок — *Carex obtusata* (отдаленно родственная *C. rupestris*), реже — *C. supina* subsp. *spaniocarpa* или *C. pediformis*; из злаков — *Festuca lenensis*, *Poa glauca*, *Agrostis trinii* s. l., *Calamagrostis purpurascens*; из разнотравья — *Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa* и др. Как правило, в тундростепных сообществах в качестве примеси можно встретить очень многие растения сухих щебнистых горных тундр и сухих тундровых луговин. Вероятно, к тундростепным следует отнести также сообщества, в которых доминирует лугостепной вид, но среди сопутствующих видов преобладают тундровые (например, айонский разнотравно-осочковый тундростепной участок с господством *Carex obtusata*) или те сообщества, в которых доминирует тундровый вид (например, *Dryas punctata*), но среди остальных компонентов наибольшую роль играют лугостепные и криофильно-степные виды. Особую группу тундростепных сообществ составляют петрофитные группировки щебнистых южных склонов с содоминированием криофильно-степных и тундровых петрофитов (в том числе и полукустарничков), таких как *Erysimum pallasii*, *Dracocephalum palmatum*, виды *Thymus*, *Arenaria tschuktschorum*, *Artemisia glomerata*, *A. kruhsiana*, *Papaver czekanowskii*, *Saxifraga firma* Litw. ex A. Los. и др. По флористическому составу тундростепные сообщества часто намного богаче степных (до 50 и более видов сосудистых растений на 100 м^2).

Приведу описание тундростепного сообщества.

Описание № 27 (8 VII 1968). Куртиннодриадово-осочковое эпилитнолишайниковое тундростепное сообщество. Юго-западное побережье Чаунской губы, коренной берег руч. Встречного, верхняя часть западно-юго-западного склона крутизной 25—30°; вытянут по склону, чередуясь с полосами незадернованного щебня; выше — остепненная дриадово-голубичная тундра в присклонной части водораздела, ниже — петрофитностепное сообщество (№ 30 от 8 VII 1968, см. выше), сменяемое у основания склона вороничной тундрой. Общее покрытие растительности 90—95%, в том числе дриады 15—40% (варьирует), *Carex obtusata* — 35—40%, типчака — 5—6%, плаунка — 5—7%, лишайников — 60% (перекрыты травами, их состав сходен с составом лишайников в описании № 30 от 8 VII 1968). Cop.$_3$: *Carex obtusata*; cop.$_1$: *Selaginella sibirica*; cop. — sp.: *Festuca lenensis* (местами отсутствует); sp. — cop.: *Dryas punctata* (gr.); sp.: *Saxifraga firma*; sol.: *Carex supina* subsp. *spaniocarpa*, *Hierochloë alpina* (у бровки), *Minuartia arctica* (gr.), *Dracocephalum palmatum*, *Potentilla arenosa*, *Papaver pulvinatum*, *Draba cinerea*, *Artemisia arctica* s. l., *Oxytropis vassilczenkoi* s. l., *Pulsatilla multifida*, *Alyssum biovulatum*, *Dianthus repens*, *Antennaria friesiana*, *Artemisia furcata*; rarissimae: *Poa glauca*, *Potentilla stipularis*, *Rosa acicularis*, *Senecio campester* s. l.

Область распространения тундростепных сообществ включает районы с несколько более влажным или более холодным климатом (в том числе и более высокоширотные районы; рис. 4), а диапазон их местообитаний намного шире, чем это отмечалось для степных сообществ. На Чукотке помимо тех случаев, где они встречаются рядом со степными сообществами, они обнаружены еще более чем в 20 пунктах, найдены также в гористых районах арктической Якутии (район бухты Тикси и др.) и, вероятно, будут выявлены и на центральном Таймыре (петрофитные варианты). Найдены они даже на о. Врангеля (в его наиболее континентальных юго-западной и центральной частях; северный вариант подзоны арктических тундр) и в горных долинах севера Центральной Чукотки (верховья р. Кувет, 500 м над ур. м.), а также в более континентальных районах Чукотского полуострова. Их можно встретить на склонах не только южных румбов, но и западных и даже восточных, а также на сухих галечниковых грядах высокой поймы (р. Чаун, р. Рау-Чуа, р. Паляваам) и иногда на узких вершинах и гребнях останцовых сопок.

В остепненных тундрах лугостепным и криофильно-степным компонентам принадлежит второстепенная роль; господствуют либо стелющиеся кустарнички (дриады, ивы), либо мелкие дернообразующие осоки и кобрезия (остепненные «луготундры»).

Тундростепные сообщества (равно как и остепненные тундровые и криофитно-степные с тундровыми элементами) в общем лишены черт самобытности по крайней мере в своем видовом составе и представляют собой переходное образование между степными и ксеротермными [1] тундровыми (или так называемыми «луготундровыми») сообществами, в типичных вариантах почти лишенными общих видов; повышенное флористическое богатство тундростепных сообществ имеет вторичный характер (результат суммирования степных и тундровых элементов). Следует отметить, что некоторые варианты степных, тундростепных и «луготундровых» сообществ (а также и петрофитнотундровых) очень сходны по набору жизненных форм, структуре сообществ и даже по набору семейств, родов, а отчасти и по составу секций и более дробных внутриродовых единиц; таким образом, некоторые ксеротермнотундровые и степные элементы связаны генетическим родством, что, возможно, говорит и о длительном историческом взаимодействии обоих типов сообществ, и о некоторых общих истоках их формирования.

Реликтовая природа степных сообществ Чукотки проявляется и в низкой активности степных видов в тундровой зоне, испытывающих сильное давление со стороны тундровых (гипоарктических, аркто-альпийских и арктических) элементов и получающих перевес над ними лишь на самых сухих, интенсивно нагреваемых, редких экотопах. Даже в самых континентальных тундровых районах Чукотки на водоразделах господствуют настоящие тундры: на пологих увалах с покровными суглинками — бугорковатые ерничково-моховые и кустарничково-моховые, в местах с усиленным дренажем — сетчатотрещиноватые кустарничковые с участием горнотундровых видов (в том числе дриады), на слабее дренированных — кочкарнопушицевые тундры, на плоских щебнистых вершинах — пятнистые ивнячково-дриадовые тундры. Степные и тундро-степные сообщества занимают интразональные позиции; в тех же ландшафтах обычны также тундровые болота, пойменные ивняки, луга и т. д.

К югу от Чукотской тундры степные сообщества не встречены, так как высокие и крутые южные склоны здесь, как правило, заняты зарослями кедрового стланика.

Прежде чем перейти от современных тундровых ландшафтов Чукотки с участием реликтовых горностепных фаций к вероятным ландшафтным условиям на Северо-Востоке Азии в холодно-сухие эпохи плейстоцена, уместно вспомнить, что наиболее континентальная обстановка (в частности, наиболее аридные, т. е. климатически сухие условия) в пределах Арктики ныне наблюдаются в перигляциальных районах северо-востока Канадского Арктического архипелага и северной и северо-западной Гренландии, изолированных от влияния моря и граничащих с ледниковыми щитами. Климат этих районов характеризуется следующим: годовое количество осадков — в пределах немногих десятков миллиметров; исключительная малоснежность; сильное иссушение почвы водоразделов в летнее время; преобладание холодных и сухих ветров со стороны ледника; обилие ясных дней летом, что объясняет относительно высокие среднеиюльские температуры (порядка 6°). Характерно и необычно далекое здесь продвижение к северу (до северного предела суши, 83° с. ш.) ряда континентальных видов, чувствительных к летнему теплу, в том числе криофильно-степных (таких как *Calamagrostis purpurascens*, *Poa glauca*) и ксеротермных аркто-альпийцев (*Lesquerella arctica*, виды *Dryas*, *Kobresia bellardii*, *Carex rupestris* и др.). Сообщества с господством *Kobresia bellardii* и *Carex rupestris* здесь местами выходят на водоразделы, сложенные рыхлыми породами; в то же время огромные пространства занимают каменистые поверхности с разреженной растительностью. Далеко от побережий на склонах и в долинах имеются почти оголенные, растрескивающиеся участки с поверхностным накоплением солей — гипсовых или карбонатных (в зависимости от источника засоления) и с галофильной растительностью, которая в остальных районах Арктики всецело приурочена к морским побережьям. Степные сообщества встречаются лишь в невысокоширотных перигляциальных районах юго-западной Гренландии, где аридность климата слабее выражена, но лето теплее и сильнее прямой нагрев южных склонов; в этом районе также осочково-кобрезиевые «луготундры» местами выходят на водоразделы и имеются сообщества галофитов вдали от побережий.

Согласно господствующей в геологической литературе точке зрения, в плейстоцене перигляциальная обстановка в Европе периодически возникала под еще более низкими широтами и намного дальше от побережий; поэтому для районов, располагавшихся к юго-востоку и востоку от ледниковых покровов, можно предположить в холодно-сухие климатические фазы значительно большее участие в растительном покрове степных элементов флоры и степных сообществ и продвижение к северу континентальных галофитов.

На севере Восточной Сибири холодно-аридный климат не был связан с наземным оледенением, но, напротив, ограничивал его развитие. Как неоднократно подчеркивалось (К. К. Марков и др.), мощным климатообразующим фактором здесь являлось планетарное похолодание и осушение полярного шельфа до глубин порядка 100—200 м, что для Восточной Сибири дает прирост площади суши вдвое. И то, и другое должно было усугубить антициклональный режим, и сейчас определяющий климат Восточной Сибири. Поэтому в холодные фазы плейстоцена (особенно в вюрме) здесь можно ожидать, с одной стороны, еще более малоснежных и морозных зим, увеличения мощности криолитосферы, с другой стороны — короткого, но достаточно солнечного и сухого лета, пересыхания почв водораздельных пространств, ослабления явлений солифлюкции при усилении морозной трещиноватости. Это должно было вызвать смещение к северу полярной границы редколесий (по сравнению с современным положением), продвижение к северу пойменных лесов и зарослей крупных кустарников и сокращение позиций кедрового стланика в гольцово-редколесных ландшафтах, уход его с крутых южных склонов. Впрочем, в области широкого Берингийского перешейка, существовавшего в эту эпоху между Азией и Америкой, по имеющимся немногочисленным палеоботаническим данным, древесная и крупнокустарниковая растительность отсутствовала по крайней мере на большей части перешейка, что можно объяснить суровым ветровым режимом. Степные (и ксеротермные

[1] Ксеротермные виды (элементы, сообщества) — те, что приурочены к более сухим и теплым местообитаниям. Степные виды (сообщества) по природе своей ксеротермны, как и тундростепные сообщества.

аркто-альпийские) элементы флоры должны были активизироваться не только в полосе редколесий, но и в тундровой зоне; расселение их происходило, по-видимому, по южным склонам (в степных и тундростепных сообществах) и сухим участкам высокой поймы, криофильно-степные виды могли расселяться и по водоразделам; тундростепные участки, вероятно, были обычны и в полосе арктических тундр. Можно ожидать также исчезновения кочкарных тундр и, возможно, болот с водоразделов, широкого развития на вершинах и склонах холмов и высоких увалов не только травянисто-ивнячково-дриадовых тундр, но и осочково-кобрезиевых сухих «луготундр» и дриадово-кобрезиевых тундр с участием криофильно-степных и лугостепных элементов.

В целом ландшафты безлесных районов севера Восточной Сибири в холодные фазы позднего плейстоцена можно отдаленно сравнить с ландшафтами менее аридных высокогорий Центральной Азии, в частности Северной Монголии, где широко представлены и тундровые сообщества. Не в эту ли эпоху (эпохи?) проникли на северо-запад Северной Америки и далее в Скалистые горы некоторые центральноазиатские элементы флоры и фауны, часть из которых не сохранилась на северо-востоке Азии, а некоторые и на северо-западе Америки? Из растений примерами могут служить *Stipa mongolica* Turcz., близкий сородич которого — *S. porteri* Rydb. — известен из высокогорья Колорадо, и сходная по распространению пара видов: *Helictotrichon mongolicum* (Roshev.) Henrard — *H. mortonianum* (Scribn.) Henrard (Юрцев и Жукова, 1972). О существовании холодно-сухой фазы (фаз) с широким расселением степных элементов в тундровых районах говорит также резко фрагментированное аркто-степное распространение таких растений, как *Thlaspi cochleariforme* DC., *Alyssum biovulatum*, *Astragalus dasyglottis* Fisch., *Chamaerhodos grandiflora* (Pall.) Ledeb., *Plantago septata* Morris. s. l. и др. (Юрцев, 1962). Уместно вспомнить про находку костей яка в верхнеплейстоценовых отложениях Аляски. В верхнеплейстоценовых отложениях Аляски также найдены довольно многочисленные костные остатки сайги, известные и из синхронных отложений низовий Колымы, Новосибирских островов, дельты Лены, центральной Якутии, что намечает вероятный путь проникновения этого животного сухих степных равнин из Азии на Аляску через долину р. Лены и пространства осушенного шельфа (Шер, 1967).

Гипоарктические кустарнички и низкие кустарники, по-видимому, играли достаточно большую роль в южной части тундровой зоны (как и в полосе редколесий), хотя и меньшую, чем в современной Гипоарктике. Сокращение ландшафтных позиций ерника и других олиготрофных кустарников, очевидно, было вызвано прогрессирующим иссушением водоразделов и склонов и неблагоприятным для ацидофильных видов типом почвообразования. Болота в основном были представлены низинными вариантами и приурочены к пойме, террасам, подножьям склонов, ложбинам стока, причем олуговение и временное летнее пересыхание низинных болот происходило регулярнее, чем в современную эпоху. Это не исключало крупнополигонального растрескивания грунта и интенсивного развития повторно-жильных льдов в холодные и переходные сезоны. Наконец, можно ожидать пересыхания озер с формированием своеобразных солончаков — особенно на осушенном шельфе.

Такова была вероятная обстановка существования верхнепалеолитического комплекса млекопитающих на севере Восточной Сибири. В целом, она характеризовалась усилением роли травянистых растений и их сообществ в растительном покрове, но не только за счет степных и тундростепных сообществ, занимавших, по-видимому, и тогда интразональные позиции, но и за счет более широкого развития лугов, олуговения многих низинных болот и распространения на склонах и водоразделах осочково-кобрезиевых «луготундр». Этим и обусловлен, по-видимому, «тундростепной» характер спорово-пыльцевых спектров, с повышенной ролью пыльцы «травянистых» семейств и спор *Selaginella sibirica*. Однако общий характер ландшафта оставался тундровым; тундростепные сообщества, хотя и проникали дальше степных на север и играли большую роль, тем не менее не были основной составляющей ландшафта; поэтому термин «тундростепь» лишь условно может быть применен для обозначения плейстоценовых ландшафтов холодно-сухих эпох.

ЛИТЕРАТУРА

Б о я р с к а я Т. Д. (1965). Растительность СССР во время максимального оледенения и в мгинскую межледниковую эпоху. В кн.: Палеогеография четвертичного периода. — Г и т е р м а н Р. Е. (1963). Этапы развития четвертичной растительности Якутии и их значение для стратиграфии. — Г о р о д к о в Б. Н. (1939). Есть ли родство между растительностью степей и тундр? Сов. бот., 6—7. — К а р а в а е в М. Н. (1958). Фрагменты реликтовых степей с *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard в Якутии. Бот. ж., 43, 4. — К а р а в а е в М. Н. и С. З. С к р я б и н. (1971). Овсецовые степи с *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard на крайнем северо-востоке Сибири. Бот. ж., 56, 10. — М а р к о в К. К., А. А. В е л и ч к о. (1967). Четвертичный период. Т. III. Материки и океаны. — П е т р о в с к и й В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Бот. ж., 52, 3. — С о ч а в а В. Б. и В. В Л и п а т о в а. (1960). Группировки степных растений в Амурской подтайге. Тр. МОИП, 3. — Ц в е л е в Н. Н. (1968). Злаки. В кн.: Растения Центральной Азии, 4. — Ш е р А. В. (1967). Ископаемая сайга на севере Восточной Сибири и Аляске. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 33. — Ю р ц е в Б. А. (1961). Американо-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе высокогорных флор Северо-Востока Сибири. В кн.: II Совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. — Ю р ц е в Б. А. (1962). О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки. Бот. ж., 47, 3. — Ю р ц е в Б. А. (1967). Ботанико-географические исследования на Западной и Центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. ж., 52, 7. — Ю р ц е в Б. А. (1970). Ботанико-географические исследования на Чукотке. В сб.: Биологические основы использования природы Севера. — Ю р ц е в Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Ю р ц е в Б. А. и П. Г. Ж у к о в а. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии. Бот. ж., 57, 1. — B ö c h e r T. W. (1954). Oceanic and continental vegetational complexes in south-west Greenland. — The Bering Land Bridge (1967). — Y u r t s e v B. A. (1972). Phytogeography of northeastern Asia and the problem of trans-Beringian floristic interrelations. In: Floristics and Paleofloristics of Asia and eastern North America.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 22 XII 1972.

SUMMARY

In the most continental parts of western and central Chukotka as well as in the Amguema River basin the relictous plant communities have been found that consist of meadow-steppe and cryophilous-steppe species, along with the real steppe ones (e. g., *Carex duriuscula*, *Helictotrichon krylovii*); in their structure, seasonal dynamics and environmental conditions the communities clearly belong to the steppe pattern of vegetation. Generally confined to the dry south-facing slopes, they sharply contrast to the tundra background. The distribution over Chukotka of tundra-steppe communities, codominated by steppe species and arctic-alpine ones, is somewhat wider. A comparison with some arid hig-Arctic areas of Greenland and northeastern Canadian Arctic as well as paleogeographic analysis permit to reconstruct the environments and landscapes of northeastern Asia in the cold-arid epoch of the latest Pleistocene. The steppe and tundra-steppe vegetation is supposed to have been distributed much more continuously, than at present, but only beyond the watershed plain areas, which were occupied by the xerothermous variants of tundra, along with Kobresieta, so that the landscapes resembled to some extent those of alpine areas in the northernmost Central Asia.

УДК 581.9+581.5 (571.651)

Ю. П. Кожевников

ФЛОРА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ТЕЛЕКАЙСКОЙ ЧОЗЕНИЕВОЙ РОЩИ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЧУКОТКА)

YU. P. KOZHEVNIKOV. FLORA AND ENVIRONMENTS OF THE TELEKAJ GROVE AND ITS SURROUNDINGS (CENTRAL CHUKOTKA)

В статье охарактеризованы физико-географические условия самого северо-восточного в Азии лесного массива. Приводится список сосудистых растений (232 вида), показывающий распределение флоры по типам местообитаний. Дана схематическая карта растительного покрова района.

Летом 1972 г. нам удалось посетить одно из самых достопримечательных мест Чукотки — Телекайскую чозениевую рощу. Возможностью посещения мы полностью обязаны геологам комплексной Восточно-Чукотской экспедиции.

О существовании Телекайской рощи еще совсем недавно знали только геологи и топографы, видевшие рощу (Васьковский, 1958).[1] По их сообщениям и сложилось представление о существовании в глубине Чукотской тундры смешанной чозениево-тополевой рощи (наличие тополя предполагалось, поскольку эти древесные породы сопутствуют друг другу несколько южнее, в районе Анадырской низменности). Однако выяснилось, что в самой роще и ее ближайших окрестностях тополь не встречается.[2]

Роща представляет собою крайний лесной массив на северо-востоке Азии. Она находится в центре самого крупного горного массива (Амгуэмо-Куветского, согласно Васьковскому, 1955) Чукотки, к северо-востоку от Чаунско-Анадырского водораздела, в верховьях р. Телекая (в низовьях р. Левого Телекая) — притока р. Чантальвеергына (система р. Амгуэмы). Слияние Левого и Правого Телекаев (истоков р. Телекай) происходит в большой межгорной котловине, со всех сторон защищенной горами, с относительными превышениями 800—1000 (1400) м, с северо-запада — Остроконечными горами, с юга — Туманным хребтом. В середине июля 1972 г. в верхних частях гор, окружающих котловину с рощей, около половины поверхности склонов оставалось покрыто снегом. Днище котловины поднято на высоту около 400 м над ур. м. Роща вытянута вдоль Левого Телекая до слияния его с Правым Телекаем, но выше по Правому Телекаю чозения не растет. Объясняется это тем, что в долине Правого Телекая нет обширных старых галечников, на которых только и селится чозения. Кроме того, долина Правого Телекая является продолжением долины «общего» Телекая, по которой нередко дуют сильные ветры, почти не сворачивающие на Левый Телекай. Охлаждающее действие этих ветров способствует сохранению нескольких наледей, имеющихся в долине Правого Телекая и отсутствующих в долине Левого Телекая. Ниже слияния Левого и Правого Телекаев, вдоль Телекая, наледей также нет, и отдельные деревца чозении встречаются на протяжении 25—30 км от рощи. Ослабление ветрового режима в низовьях Левого Телекая способствует образованию глубокого и рыхлого снежного покрова. При незначительном количестве осадков в этом районе в холодное время года (175 мм)[1] их локальное накопление является важным физико-географическим фактором, влияющим на растительный покров. Весной снег в котловине быстро сходит, сохраняясь лишь в каньонах горных ручьев, выходящих в котловину. При установившейся ясной и теплой погоде огромные снежники на невысоких склонах к озерам стаивают за несколько дней. В июле, в солнечную погоду, котловина сильно прогревается.

В теплый период года (IV—X) осадков выпадает 200 мм, годовая сумма их менее 400 мм. Сравнительно малое количество осадков в соединении с годовой амплитудой среднемесячных температур около 40° (и даже больше 90°) служит указанием на континентальность климата в районе верховьев Телекая. Межгорная котловина, вмещающая рощу, имеет специфический местный климат, который можно квалифицировать как р е з к о к о н т и н е н т а л ь н ы й. Осадков в котловине выпадает меньше, чем в окрестностях, так как дождевые облака обычно задерживаются на вершинах гор.

В условиях местного климата котловины фенологическое развитие растительности происходит более быстрыми темпами по сравнению с другими межгорными впадинами, заключенными между соседними цепями гор. Мы убедились в этом, совершив несколько вертолетных посадок в один день. В котловине, помимо чозении, сохранилась целая серия других реликтов, причем некоторые из них «спускаются» по долине Чантальвеергына до р. Амгуэмы. Можно сказать, что котловина с рощей выполняет в некотором отношении роль «флористического термостата».

В пределах всего Амгуэмо-Куветского массива, в том числе и в верховьях р. Телекай, широко распространены ледниковые формы рельефа (морены, моренные плащи в нижних частях гор и пр.); нетрудно заметить также следы воздействия ледника на доледниковый рельеф (троги, бараньи лбы и пр.). Обращает на себя внимание тот факт, что, несмотря на типично-троговый характер долины Левого Телекая и наличие в ней серии морен напора, скалы глубокого каньона, по которому течет Левый Телекай не несут следов ледниковой обработки. То же самое наблюдается и в других каньонах. Отсюда можно предположить, что каньоны, по крайней мере в этой части чукотских гор, являются новейшими образованиями (послеледниковыми), связанными с голоценовыми поднятиями, сопровождаемыми разломами.

Рыхлый материал со множеством валунов заполняет целиком днище котловины (основная морена), где сливаются Телекаи. Современное русло Левого Телекая до сих пор еще не врезано до базиса ледниковых отложений и река не имеет обычных галечников из мелкой гальки, за исключением приустьевой части. Боковые морены образуют большую часть низких террас и шлейфов склонов гор. Рыхлость материала, слагающего эти формы рельефа, облегчает их расчленение и обеспечивает хороший дренаж. Равнинная часть днища котловины, хотя и образована теми же отложениями, дренируется слабо вследствие залегания вечной мерзлоты уже на глубине 30 см и занята болотами с мелкими озерками. Заболоченные тундры обычны и на более возвышенных террасах, являющихся продолжением шлейфов некоторых склонов гор. Однако здесь эти тундры сильно пересыхают к середине лета, и на них обильно развиваются ксерофильные лишайники.

Характеризуя исследованный район в целом, отметим ряд черт (1—9), которые приходится учитывать при сравнительной оценке чукотских флор.

---

[1] О слабом представлении об этой роще говорит тот факт, что она не нанесена на новейшую карту Магаданской области (составленную в 1969 г.) в качестве интересного природного объекта, коим она несомненно является.

[2] По сообщению В. В. Махолдина, тополь растет в одном из узких ущелий в 20—25 км к северо-востоку от рощи.

[1] Данные по климату взяты из «Прикладного климатологического справочника по северо-востоку» (1960).

1. В районе отсутствуют горные породы среднего и основного состава.

2. Отсутствуют криогенные формы микрорельефа (голые пятна, выпучивания, каменные кольца и пр.); нет также солифлюкционных оползней. Поскольку склоны гор круты и часто крупнокаменисты, движение поверхностных слоев грунта происходит только под действием гравитации.

3. Отсутствуют долго лежащие снежники в нижнем поясе гор, поэтому процесс нивации (Солнцев, 1949) не характерен для района. Это сказывается в отсутствии нивальных группировок, столь характерных для более восточных районов, и вообще в отсутствии большинства нивальных видов, таких как *Ranunculus pygmaeus*, *Carex tripartita*, *Saxifraga porsildiana*, *Salix polaris*. Снег, сохраняющийся в каньонах горных ручьев большую часть лета, не оказывает заметного влияния даже на ближайшее растительное окружение. В каньонах нивация не происходит. Некоторые нивальные виды найдены только на сырых галечниках бывшей протоки Правого Телекая вблизи наледи: *Phippsia algida*, *Pleuropogon sabinii*, *Koenigia islandica*.

4. Отсутствуют также характерные для более восточных районов мезофитные луговины и некоторые виды, являющиеся типичными компонентами этого типа сообществ: *Aconitum delphinifolium*, *Artemisia tilesii*, *Polemonium acutiflorum*, *Salix chamissonis*, *Anemone richardsonii*.

5. Сильное развитие получают сообщества Ledum decumbens—Betula exilis. Без преувеличения можно сказать, что все наиболее благоприятные местообитания заняты этими двумя видами, развивающимися необычайно пышно. На сухих равнинных участках обычны сообщества Salix pulchra—Betula exilis. В обоих случаях формируются густые заросли высотой до 60 см, среди которых уже ничто не может расти, кроме мхов. Аналогичные по структуре сообщества Salix pulchra + Vaccinium uliginosum образуют бордюр вдоль бровки надпойменных террас Правого Телекая. Экологическая активность и ценозообразующая роль гипоарктических видов в данном районе очень высока.

6. Весьма активным видом в районе является *Alnus fruticosa*, произрастающая практически повсеместно (кроме верхних частей гор), в отличие от более восточных районов Чукотки, где этот вид, если и встречается, то только на склонах гор, в их нижних частях. Ольховник образует местами небольшие заросли (парковые или сомкнутые) — чистые или с большей или меньшей примесью ив.

7. Кроме чозении, в районе имеется еще одна древесная порода ценозообразователь — *Betula cajanderi* Sukacz. subsp. *minutifolia* mihi.[1] Имеется несколько групп деревьев этой березы на склонах ложбин в моренных шлейфах по Правому Телекаю; одиночные деревца растут также на южном склоне горы у места поворота Правого Телекая (см. рисунок). Более обширный березняк находится в нижней части южного склона невысокой сопки (южный макросклон котловины). Максимальная высота деревьев 4.5 м, диаметр ствола до 7 см. Стволы извилистые и корявые. Наибольшая сомкнутость крон 0.6. Семенного возобновления не отмечено, но порослевое весьма развито. Наряду с жизненной формой деревца распространена кустарниковая форма,[2] которая более обычна в данном районе, чем древесная. Кроме того, f. *fruticans* встречается и ниже по долине Телекая и других рек, доходя до р. Амгуэмы. Таким образом, наблюда-

---

[1] *Betula cajanderi* Sukacz. subsp. **minutifolia** Ju. Kozhevn. subsp. nov. A varietate typica foliis minoribus 25—40 (50) cm lg. (non 35—50 (60) cm lg.) differt. T y p u s: Terra Tschuktschorum centralis. In systemate fl. Czantalveergyn, ad ostiam fl. Telekaj sinistr, in parte inferiore declivii schistosi australis, Betuletum. 9 VII 1972. Ju. Kozhevnikov (LE).

[2] *Betula cajanderi* subsp. *minutifolia* f. **fruticans** Ju. Kozhevn. forma nov. Planta fruticula. A f f i n i t a s: A *Betula middendorffii* et *B. extremiorientalis* cui forma fruticans affinis est. foliorum forma et dimensionibus differt, et praeterea ramificatione surculorum magis uniplana. T y p u s: Terra Tschuktschorum centralis, fl. Czantalveergyn, 40 km deorsum a luco Telekajensi, in parte inferiore declivii schistosi australis, frutices 30 cm alti, ad 2 m in diam. 13 VII 1972. Yu. Kozhevnikov (LE).

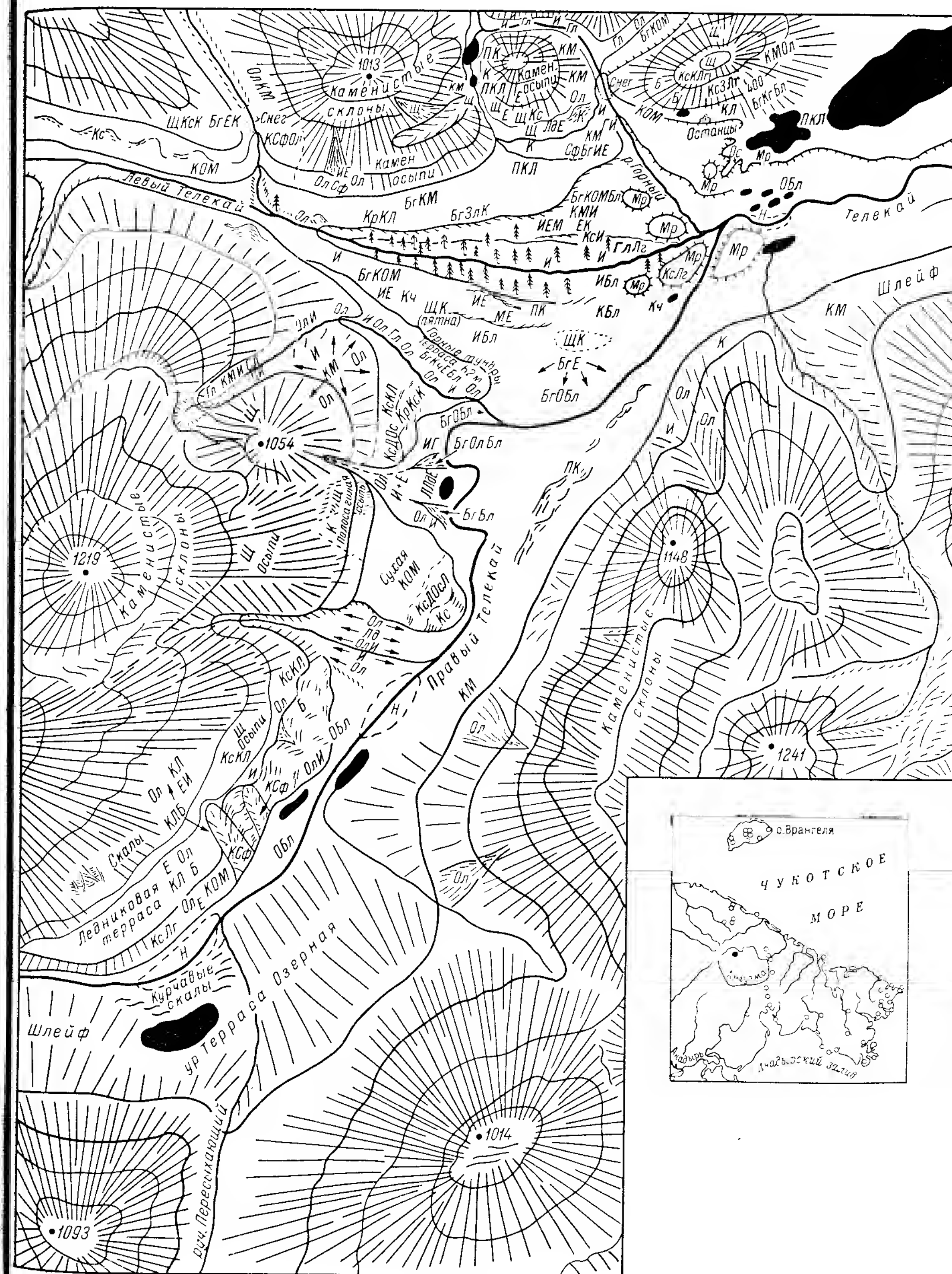


Схема растительных группировок в окрестностях Телекайской рощи.

Бл — болота; *Бг* — бугристые; *Б* — *Betula cajanderi* ssp. *minutifolia*; *Гл* — галечники; *Г* — голубичники; *Д* — дриадовые группировки; *Е* — ерники; *Зл* — злаковые луговины; *И* — ивняки; *К* — кустарничковые; *Кс* — ксеротермные группировки; *Кч* — кочкарники; *Кр* — куртинные группировки; *Л* — лишайниковые группировки; *Лг* — луговины; *Лд* — заросли багульниковые; *М* — моховые; *Мр* — морены; *Н* — наледи; *О* — осоковые; *Ос* — осочковые; *Ол* — ольховники; *П* — пятнистые; *Сф* — сфагновые; Щ — щебнистые; «елочками» обозначена чозения; черные контуры — озера; прерывистой линией — контуры объектов.

ется интересный случай, когда расширение ареала вида связано с изменением его жизненной формы.

8. Вследствие хорошей дренированности многих шлейфов склонов гор, террас и, конечно, щебнистых склонов, а также значительной прогреваемости (ксеротермные местообитания), в районе Телекайской рощи имеется множество ксерофитных растительных группировок. Среди них могут быть отмечены кустарничково-травянистые, кустарничково-разнотравно-осочково-лишайниковые, дриадово-лишайниковые пятнистые с *Helictotrichon krylovii* сообщества и фрагменты каменистых степей. К этой же категории сообществ относятся ксерофитно-травянистые розарии с *Rosa acicularis*. Виды, являющиеся компонентами ксерофитных группировок, приурочены, хотя и не весьма строго, к какому-либо одному типу сообществ. Их распределение и обилие зависит в основном от свойств местообитаний, но не от ценотических связей. Постоянные компоненты ксерофитных группировок в данном районе: *Dracocephalum palmatum*, *Carex supina* subsp. *spaniocarpa*, *Draba cinerea*, *Calamagrostis purpurascens*, *Festuca lenensis*, *Potentilla arenosa*, *Selaginella sibirica*, *Poa glauca*, *Chamaenerion angustifolium*, *Erysimum pallasii*. Поскольку *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* является, как правило, активным задернителем склонов морен, то в случаях высокого обилия cop—cop$_2$ (cop$_3$) сообщества с ее доминированием бывают резко очерчены и издали выделяются характерным серо-желтоватым цветом. Только эти фрагменты растительного покрова сухих южных склонов и могут рассматриваться в качестве собственно криофильно-степных сообществ, остальные представляют сериальные ксеротермные группировки. Нами встречены случаи, когда на одном местообитании в совершенно сходных условиях формируются два фитоценоза, различие между которыми состоит в присутствии и большом обилии упомянутой осоки в одном фитоценозе и отсутствии ее в другом, тогда как остальной набор видов является общим и по составу, и по обилию, и по жизненности.

9. Пестрота растительных группировок как в отношении их структуры, так и флористического состава отмечена не только для серии ксерофитных сообществ, но для целого ряда других не монодоминантных сообществ, в частности для кустарничковых тундр.

Ландшафт исследованного района резко отличается своим растительным покровом от подавляющего большинства чукотских ландшафтов, поэтому не лишне будет перечислить основные растительные группировки, его составляющие (в скобках перечисляются соответствующие эдификаторы): 1) чозениевая роща (*Chosenia arbutifolia*); 2) ивняки приречные (*Salix krylovii*, *S. alaxensis*, *S. boganidensis*, *S. saxatilis*, *S. hastata*); 3) ивоольховники водотоков на шлейфах склонов гор (*Salix boganidensis*, *S. krylovii*, *S. pulchra*, *Alnus fruticosa*); 4) березняки (*Betula cajanderi* ssp. *minutifolia*); 5) ольховники (*Alnus fruticosa*); 6) чистые ерники (*Betula exilis*, *B. middendorffii*); 7) иво-ерники (*Salix pulchra*, *Betula exilis*); 8) ивняки склоновые (*Salix pulchra* var. *anadyrensis*, *S. glauca*); 9) голубичники и голубичные ивняки (*Vaccinium uliginosum*, *Salix pulchra*); 10) кустарничковые горные тундры (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Arctous alpina*); 11) кустарничково-осоково-моховые тундры (*Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex lugens*, *Betula exilis*); 12) щебнистые тундры; 13) бугристые болота и кочкарники (*Eriophorum vaginatum*, *Carex stans*, *C. lugens*); 14) кустарничково-моховые тундры; 15) сериальная растительность галечников; 16) сериальная растительность каменистых склонов; 17) осоковые болота (*Carex stans*); 18) сериальная растительность ксеротермных местообитаний (*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Dryas punctata*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens*); 19) багульниковые ерники (*Ledum decumbens*, *Betula exilis*); 20) кустарничково-лишайниковые тундры (*Dryas punctata*).

Дифференциация растительного покрова по элементам рельефа показана на рисунке, составленном нами во время полевых маршрутов. Ниже будут охарактеризованы основные типы местообитаний, а в таблице — полный флористический список, показывающий распределение видов по этим типам. Наше стремление представить список флоры в ее разбивке по типам местообитаний, а не по типам сообществ основано на многочисленных наблюдениях значительных различий растительности на местообитаниях одного типа или даже в одном и том же местообитании. Примером тому может служить большая серия местообитаний на ледниковых отложениях с весьма сходными режимами среды и в то же время нередко с различной растительностью. Это различие связано с наличием нескольких эдификаторных видов одной биоморфы, имеющих в данном районе сходные требования к среде. Таковы, в частности, *Carex rupestris*, *C. obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa* или ряд шпалерных кустарничков (*Empetrum nigrum*, *Dryas punctata* и др.). Все сообщества с доминированием этих видов являются в данном районе климаксовыми для южных склонов и нередко сосуществуют на одном склоне в разных сочетаниях, их флористический состав нередко оказывается близким. Напротив, сообщества эдификаторных видов с широкой экологической амплитудой встречаются на различных местообитаниях и весьма нередко различаются флористически. Из сказанного следует, что местообитание следует характеризовать языком экологии (режимов среды), а не геоботаники «. . .Habitat must be approached in terms of the environment itself. . .» (Dansereau, 1957). В один тип нами объединялись местообитания со сходными условиями ветрового, температурного и водного режимов с учетом местоположения. При оценке растительности местообитания учитывалась широта экологической амплитуды и ценозообразующая роль эдификаторных видов. Выделенные типы местообитаний не являются совершенно однородными внутри себя, что, на наш взгляд, и не требуется. При визуальном объединении местообитаний в один тип более обоснованно можно оперировать достаточно крупными топографическими контурами, что уменьшает вероятность ошибочных оценок режима среды. Кроме того, укрупненные, но достаточно однородные типы местообитаний делают обозримой экологическую обстановку ландшафтов в исследуемом районе. Заметим также, что, как указывал Дансеро, при сравнительной оценке местообитания сознание исследователя работает по тому же принципу, по которому растения поселяются на том или другом местообитании, т. е. оценивая суммарный эффект действия внешней среды или голоценотически (Dansereau, 1957).

В окрестностях Телекайской рощи нами было выделено 26 типов местообитаний, которые можно было бы объединить в 7 более общих типов урочищ.

I. **Чозениевая роща** располагается на самой низкой террасе и галечниках по Левому Телекаю, протягиваясь от места выхода реки из горной долины в котловину до ее устья, т. е. на 2 км. Наибольшая ширина рощи — 0.8 км. Вторая надпойменная терраса, которая только на 60 см превышает первую, очень резко ограничивает рощу с юга. Большая часть деревьев выглядит одновозрастной, имеет высоту около 15 м, с диаметром ствола от 20 до 40 см. Обилен подрост в виде небольших кустиков чозении с ветвями, покрытыми толстым восковым налетом. Старые деревья имеют поникшие ветви с годовым приростом до 0.5 м и более.

В низкой пойме, где расположена роща, имеется множество временных проток, обводняющихся каждый вечер в период таяния снега на окружающих горах. Река разделяет рощу на две части, кроме того, имеется большой остров с деревьями, отделенный двумя крупными рукавами реки. На острове и по краям террас деревья сильно подмываются, тем не менее лишь немногие из них падают, поскольку чозения имеет глубокую стержневую корневую систему.

1. Прибрежная часть террасы характеризуется максимальной сомкнутостью древостоя чозении (0.8—0.9). На хорошо гумусированных почвах в нижнем ярусе здесь развивается местами равномерный сплошной покров из *Poa urssulensis* (soc). Обычны также сообщества с доминированием *Festuca altaica* или *Pyrola incarnata* и с участием *Heli-*

ctotrichon dahuricum*, злаковые ивнячки с господством *Salix saxatilis*. Имеются также куртины ивняков (*Salix krylovii*, *S. alaxensis*, *S. boganidensis*) с большими кустами *Ribes triste*, образующие прерывистый бордюр вдоль бровки террасы. В микрозападинах и вблизи крупных древесных стволов развиты злаково-кустарничково-моховые микрогруппировки. В этой части террасы создается оптимальный экологический режим для развития мезофильных, устойчивых к затенению травянистых видов. Значительное количество опада способствует обогащению почвы гумусом, но бо̀льшая часть опада уносится рекой в половодье.

2. С т а р ы е г а л е ч н и к и низкой поймы покрыты лишайниковой рединой чозении с редкими большими куртинами (диаметром 1.5—2.5 м) *Empetrum nigrum*, *Dryas punctata*, *Salix saxatilis*. Деревья чозении и кусты ив далеко отстоят друг от друга и не создают затенения. Галечники очень сухи, но обычно эта сухость лишь поверхностная, и уже на глубине в несколько сантиметров обнаруживается влажный песок. Тем не менее растительность галечников имеет ксероморфный облик, хотя на них встречается до 30 видов.

3. Л о ж б и н ы п о с т а р ы м г а л е ч н и к а м представляют русла отмерших или нерегулярно обводняемых проток. Они заняты вороничными, смешанно-кустарничковыми, кустарничково-разнотравными грушанковыми сообществами и ивнячками из *Salix saxatilis*. Как правило, имеется сплошной или почти сплошной моховой покров. В весеннее половодье ложбины заполнены водой, летом здесь также достаточное увлажнение, поэтому растительный покров сомкнут. Местами ложбины затенены древесными кронами и кустарниками, местами совершенно открыты. Существенных изменений в структуру сообществ затенение не привносит, и, например, находки одного из интереснейших видов — *Corallorhiza trifida* — связаны как с открытыми, так и с затененными ложбинами.

II. **Поймы рек.** 4. Г а л е ч н и к и, п е с к и подвергаются суточным паводкам, которые усиливаются дождями в горах. В результате растительность галечников весьма скудная, характерных галечниковых луговин мало, отсутствует ряд специфических для галечников растений. Многие галечники по Левому Телекаю и ручьям (в пределах котловины) в значительной степени состоят из валунов, промытых ледниковых отложений, что не способствует поселению здесь растений.

5. С ы р ы е г а л е ч н и к и о т м е р ш и х п р о т о к представляют экотоп, где в данном районе концентрируются весьма немногочисленные арктические виды. В половодье эти протоки некоторое время функционируют и до конца никогда не просыхают. Такие галечники существуют и вблизи наледей по Правому Телекаю. Многие галечники этого типа зарастают постепенно *Carex stans*, т. е. заболачиваются. Покрытие растительности от 30 до 50%; обычна мозаика из злаковых (*Arctagrostis latifolia*) и осоково-моховых пятен с *Salix saxatilis*.

III. **Равнины междуречий.** 6. Б р о в к и н и з к и х т е р р а с представляют наиболее дренированную часть равнин. Однако болотная дернина распространяется и на бровки, почвы которых торфянистые. Растительность представляют сомкнутые высокие голубичники, голубичные ивняки с *Salix pulchra* и ивняки из *Salix hastata*.

7. Н и з к и е р а в н и н н ы е т е р р а с ы заняты сырыми и влажными бугристыми болотами с небольшими мелкими водоемами; обычны кочкарники. Почвы торфяные. В середине июля мерзлота залегала местами на глубине всего 20 см; благодаря столь близкому ее залеганию равнинная часть котловины почти полностью заболочена, хотя и сложена рыхлыми ледниковыми отложениями. В свою очередь болотная дернина препятствует более глубокому протаиванию мерзлоты.

8. З а р а с т а ю щ и е о з е р а имеют илистое дно и низкие заболоченные берега (предыдущий тип). Обычно это мелкие озера, хотя, возможно, не все из них промерзают до дна. Летом в этих озерах очень резок температурный градиент: поверхностные слои воды нагреваются, тогда как под тонким слоем ила на дне начинается мерзлота. Уровень воды в озерах может значительно колебаться.

9. Б е р е г а р у ч ь е в в к о т л о в и н е заметны издали благодаря полосе ивняка с примесью ольховника, иногда полностью скрывающей ручьи. Под пологом тесно сомкнутых кустарников постоянна высокая влажность воздуха и густая тень. Относительно открытые участки имеются лишь в местах скоплений крупных валунов. Флористически это довольно бедный тип.

10. К о н у с ы в ы н о с а к р у п н ы х р у ч ь е в большей частью покрыты ивняками с преобладанием *Salix krylovii* или иво-ольховниками. Сухие участки заняты багульниковыми ерниками. Благодаря своим экологическим свойствам местообитания этого типа являются в большинстве районов Чукотки наиболее флористически насыщенными. Здесь на сравнительно небольшом пространстве имеется большой набор микроучастков с различным сочетанием экологических факторов при относительно благоприятном общем режиме среды местообитания в целом. Обычно постепенные градиенты факторов среды на конусах выноса создают оптимальные условия для большого набора видов, однако в описываемом районе на конусах выноса сильно развиты кустарниковые заросли, что не способствует их флористическому обогащению.

11. Г р я д о в ы е м и к р о п о в ы ш е н и я на равнинах (только на 30—40 см выше поверхности ближайшего участка равнины) имеют хороший дренаж, вследствие чего на них развиваются горные по облику тундры (обычно кустарниково-лишайниковые) с покрытием 50—60%.

IV. **Шлейфы склонов гор.** 12. С л а б о п о к а т ы е в ы с т у п ы ш л е й ф о в (шлейфо-террасы) представляют собой продолжение шлейфа в область самой котловины. Их поверхность слабо заболочена, но к середине лета сильно пересыхает. Мхи образуют в это время плотную сухую корку, обильно покрытую лишайниками, так что тундры этих шлейфо-террас по облику походят более на кустарничково-лишайниковые, чем на кустарничково-лишайниково-моховые. Во влажные периоды мхи накапливают влагу. Эти местообитания по их флористическому набору тяготеют более к моховым тундрам, чем к лишайниковым. Здесь обычны участки пятнистых луазелериевых и брусничных сообществ.

13. С о б с т в е н н о ш л е й ф ы можно разделить на две группы: а) сухие щебнистые и б) влажные замоховелые. Сухие шлейфы менее обычны, чем влажные. Большей частью это шлейфы южного макросклона котловины, наиболее прогреваемого летом. На щебнистом субстрате сухих шлейфов большую роль играют массивы багульниковых ерников с пятнистыми вороничными (реже арктоусовыми и дриадовыми) тундрами между ними. Шлейфы со сплошным моховым покровом также нередко пересыхают и также заняты большими массивами багульниковых ерников. Кроме того, здесь обычны ивняки и ольховники. Замоховелые участки шлейфов отличаются наибольшим флористическим постоянством, не нарушаемым даже в кустарниковых массивах, что связано с однообразием фоновой обстановки, создаваемой моховым ковром. В западинах зеленомошный покров нередко сменяется сфагновым.

14. Л о ж б и н ы с п р о т о ч н ы м и б о л о т а м и располагаются в нижней части шлейфов по Правому Телекаю и являются результатом продвинутого расчленения моренных террас. Эти ложбины представляют продолжение ложбин на склонах гор, выполняющих водосборную функцию. Днище ложбин покрыто валунами, на которых разбросаны бугры различной формы и величины (от 0.5 до 2 м²) с кустарничково-осоково-моховыми сообществами на них.

V. **Моренные бугры и гряды.** 15. Ю ж н ы е с к л о н ы б у г р о в представляют один из вариантов ксеротермных экотопов. Помимо экспозиции факторами иссушения являются нередкие сильные ветры, дующие с верховьев Правого Телекая, и характер субстрата, включающего валунчики, гальку, гравий и много песка. Склоны имеют часто уклон в 30° и достаточно подвижный субстрат. Растительность представляет пятнистые

Список флоры окрестностей Телекайской рощи

Вид	I			II		III						IV			V			VI		VII						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1. *Lycopodium annotinum* subsp. *pungens* La Pyl.												1	2													
2. *Equisetum arvense* subsp. *boreale* (Bong.) Löve				1	1	1	1		1	1	2	1	1	2				1				2	2			
3. *E. variegatum* Schleich.				1																						
4. *Dryopteris fragrans* (L). Schott		1									1		2		1	1	1	1	2	2	2				1	1
5. *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br.																										1
6. *Selaginella sibirica* (Milde) Hieron.		1									1				1	1										1
7. *Juniperus sibirica* Burgsd.																										1.
8. *Sparganium hyperboreum* Laest.								2																		
9. *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult.		1		1		1	1			1	2	1	1		1	1	1	1	1	1	2	1		1	1	1
10. *Trisetum spicatum* subsp. *molle* (Michx.) Hult.	1	1		1														1			1					
11. *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) Hartm.		1			1	2	2		1			1	1	1		1							1			
12. *C. holmii* Lange		1	1	1	1	1	2			1		2	1	2		1		1				1	1			
13. *C. langsdorffii* (Link) Trin.	1		1	1					1									1				1				
14. *C. purpurascens* R. Br.		1													2	1				1	1					1
15. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb.	2		1	1	2	2	1	2	1	1		1		1								1				
16. *A. arundinacea* Trin.	1			1	1				2			1						1								
17. *Poa arctica* R. Br.			1	1			1			1			1	1	1		1									
18. *P. glauca* M. Vahl		1		1							1				1		1		1	1	1	1	1			1
19. *P. malacantha* Kom.		2	1	1	1				1	1									1			1				
20. *P. urssulensis* Trin.	3																									
21. *P. filiculmis* Roshev.		1		1							1				1											1
22. *Dupontia psilosantha* Rupr.					1																					
23. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.					1			2																		
24. *Pleuropogon sabinii* R. Br.					1.																					
25. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br.					1.																					
26. *Festuca brachyphylla* Schult.		1		1						1	1			1	1	1	1	1		1	1			1	1	2
27. *F. altaica* Trin.	2	1	1	1							1				1	1	1	1	1	1	1					1
28. *F. auriculata* Drob.		1																			1					1
29. *F. lenensis* Drob.															1						1					1
var. *villosula* mihi[1]															2						1					1
30. *Zerna pumpelliana* (Scribn.) Tzvel.		1																								
31. *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev.					1																					
32. *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard																	1									1
33. *H. dahuricum* (Kom.) Kitagawa	1	1													1											1
34. *Leymus interior* (Hult.) Tzvel.		1		2							1						1									
35. *Kobresia bellardii* (All.) Degl.															1	1	1				1					
36. *Eriophorum vaginatum* L.					1	2	3	3				1		2									1			
37. *E. angustifolium* Honck.					1	1	2	2	1			1		1								1	1			
38. *E. callitrix* Cham.									1					1												
39. *E. brachyantherum* Trautv. et Mey.					1		1																			
40. *E. medium* Anderss.					2				1																	
41. *E. scheuchzeri* Hoppe					1		1	1	1					1									1			
42. *E. russeolum* E. Fries							1																			
43. *Carex stans* Drej.					1	1	2	3				1		2									3			
44. *C. eleusinoides* Turcz.				1					1																	
45. *C. misandra* R. Br.				1					1					1												
46. *C. podocarpa* C. B. Clarke	1		1	1	1				1	1						1										
47. *C. holostoma* Drej.							1																			
48. *C. algida* Turcz.							1					1		1									1			
49. *C. chordorrhiza* Ehrh.								1.																		
50. *C. rupestris* All. ex Bell.		1								1	2				2	2	1		1		2			1	1	1
51. *C. membranacea* Hook.				1	1					1	1			1												
52. *C. obtusata* Liljebl.															1											2
53. *C. melanocarpa* Cham.		1									1				1				1		1					1
54. *C. supina* subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.		1													3											1
55. *C. scirpoidea* Michx.										1				1							1		1			1
56. *C. rariflora* (Wahlenb.) Sm.							1																			
57. *C. saxatilis* L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela										1				1												
58. *C. williamsii* Britt.					1									1												
59. *C. fuscidula* V. Krecz.					1														1		1					

[1] *Festuca leneneis* Drob. var. villosula Ju. Kozhevn. var. nov. A varietate typica foliorum pubescentia densa differt. Typus: Terra Tschuktschorum centralis, in systemate fl. Czantalveergyn ad ostiam fl. Telekaj sinistram, in parte inferiore declivii schistosi stepposi australis, 5 VIII 1972. Yu. Kozhevnikov (LE).

Продолжение

Вид	I			II		III						IV			V			VI		VII						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
60. *C. rotundata* Wahlenb.							1							1												
61. *C. lugens* Holm			1		1	2	2	2	1	1		2		2								1	2			
62. *Juncus biglumis* L.				1	2		1		1																	
63. *J. castaneus* Sm.					1		1																			
64. *Luzula confusa* Lindb.		1		1	1					1	1				1				1	1	1			1		1
65. *L. beringensis* Tolm.				1						1																
66. *L. wahlenbergii* Rupr.					1				1																	
67. *L. nivalis* (Laest.) Beurl.							1					1											1			
68. *L. multiflora* subsp. *frigida* (Buchen.) V. Krecz.		1		1					1			1	1													
69. *L. unalaschkensis* (Buchen.) Satake		1		1					1							1										
70. *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers.											1			1												
71. *T. coccinea* Richards.														1								1	1			
72. *Veratrum oxysepalum* Turcz.				1					1									1								
73. *Corallorhiza trifida* Chatel.			1																							
74. *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skv.	3	2	1	1														1								
75. *Salix fuscescens* Anderss.							1	1				1		2									1			
76. *S. reticulata* L.												1										1		1		
77. *S. saxatilis* Turcz.	1	1	2	1	1				1	1	1			1			1									
78. *S. pulchra* Cham.			1	1	1	3	2	1	1	1		1	1	1		1		1			1	1	2			
var. *anadyrensis* (Flod.) A. Skv.													2								2					
var. *betulicortex* mihi [1]																										1.
79. *S. hastata* L.	2		1	1		2			2	1																
80. *S. boganidensis* Trautv.	2		1						2																	
81. *S. krylovii* E. Wolf	2	1	1	3	1					2			1			1		2	1			2		1		1
82. *S. udensis* Trautv. et Mey.		1.																								
83. *S. alaxensis* Cov.	1		2	1	1				3	1								2								
84. *S. lanata* subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skv.																								1		

[1] *Salix pulchra* Cham. var. **betulicortex** Yu. Kozhevn. var. nov. Arbuscula humilis (ad 2 m alta), cortice albo-rosea, cortici Betula fruticosae Pall. juvenalis simili. Ramuli juvenales nitidi (non pubescentes ut var. anadyrensis A. Skv.). Typus: Czukotka centralis, systemate fl. Czantalveergyn, in viciniis luci Telekajskaja, declive australe monticuli (700 m), vegetatione similistepposa, 10 VII 1972 (Yu. P. Kozhevnikov (LE).

85. *S. glauca* L.							1							2	1	1					2	2				2
86.? *S. arctica* Pall.																	1				1			1		
87. *S. tschuktschorum* A. Skv.								1				1	1	2	1		1		1		1	2	1	1	1	1
88. *S. sphenophylla* A. Skv.																	2				1			1		
89. *S. phlebophylla* Anderss.																					1			1		
90. *Betula exilis* Sukacz.			1	1	1	1	3	2	3	1	2	2	1	2	1		1	1		1	1	2	3	1		2
91. *B. extremiorientalis* Kuzen. et V. Vassil.															1		1									
92. *B. middendorffii* Trautv. et Mey.																					3			1		
93. *B. cajanderi* Sukacz. subsp. *minutifolia* Ju. Kozhevn.																2	2				3					
B. cajanderi subsp. *minutifolia* f. *fruticans* Ju. Kozhevn.																1	1				2			1		
94. *Alnus fruticosa* Rupr.	1	1	1				1		2	1		1	1	1				2			1	1	3			
95. *Oxyria digyna* (L.) Hill					1				2																	
96. *Koenigia islandica* L.					1																					
97. *Polygonum viviparum* L.			1		1				1									1	1							
98. *P. tripterocarpum* Gray			1		1	1	1			1	1	1	1	1		1	1	1			1	1	1	1		1
99. *P. bistorta* subsp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky							1	1				1	1	1		1						1	1			
100. *P. laxmannii* Lepech.															1	1	1				1					1
101. *Claytonia acutifolia* Pall.							1					1		1									1			
102. *Arenaria capillaris* Poir.		1									1				1	1	1		1		1					1
103. *Stellaria fischeriana* Ser.		1	1	1	1					1	1				1	1			1		1					1
104. *S. ciliatosepala* Trautv.	1	1							1	1	1					1			1		1	1				1
105. *S. monantha* Hult.		1		1											1						1					
106. *S. peduncularis* Bunge	1	1		1																						
107. *S. eschscholtziana* Fenzl																					1					
108. *S. calycantha* (Ledeb.) Bong. subsp. *pilosella* mihi [1]	2																									
109. *Minuartia arctica* (Stev.) Aschers. et Graebn.		1		1						1	1			1	1	1	1				1			1	1	1
110. *M. macrocarpa* (Pursch) Ostenf.									1	1											1					
111. *M. rubella* (Wahlenb.) Graebn.				1																						
112. *Silene repens* Patr.															1											1
113. *S. stenophylla* Ledeb.															1					1	1					1
114. *Dianthus repens* Willd.		1													1											1
115. *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl																		1								1

[1] *Stellaria calycantha* Fenzl subsp. pilosella Ju. Kozhevn. subsp. nov. A varietate typica pubescentia conspiqua totae plantae differt. Typus: Terra Tschuktsehorum centralis, in systemate fl. Czantalveergyn, ad ostiam fl. Telekaj sinistram, in luco relicto gramineto Chosenia arbutifoliae, 9 VII 1972. Yu. Kozhevnikov (LE).

Вид	I			II		III						IV			V			VI		VII						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
116. *Gastrolychnis affinis* (Vahl) Tolm. et Kozh.		1		1																						
117. *Lychnis sibizica* subsp. *samojedorum* Sambuk																		1								
118. *Caltha arctica* R. Br.					2				1						1											1
119. *Pulsatilla dahurica* (Fisch.) Spreng.	1	1																								
120. *P. multifida* (Pritzel) Juz.																										
121. *Ranunculus lapponicus* L.															1											
122. *R. pallasii* Schlecht.								2				1											2			
123. *R. nivalis* L.					1																					
124. *R. gmelinii* DC.					1																	1				
125. *R. hyperboreus* Rottb.					1																					
126. *R. grayi* Britt.																										
127. *Dicentra peregrina* (Rudolph) Makino																					1					
128. *Papaver minutiflorum* Tolm.				1																	1			2		
129. *P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky				1																						
130. *P. radicatum* Rottb. s. l.																										
131. *Papaver* sp.₁				1																	1					
132. *Papaver* sp.₂				1																						
133. *Draba hirta* L.	1	1																								
134. *D. cinerea* Adams		1																			1					
135. *D. nivalis* Liljelb.		1													1						1					1
136. *D. lactea* Adams											1						1		1		1					
137. *D. fladnizensis* Wulf.																					1	1				
138. *D. kamtschatica* (Ledeb.) N. Busch																					1					
139. *D. parvisiliquosa* Tolm.		1																		1						
140. *Erysimum pallasii* (Pursch) Fern.		1													1											1
141. *Cardamine hyperborea* O. E. Schulz				1		1									1	1	1			1						1
142. *C. bellidifolia* L.				1														1								
143. *Ermania parryoides* Cham.																				1	1					
144. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel						1						1											1			
145. *Eutréma edwardsii* R. Br.									1			1											1			
146. *Arabis media* N. Busch				1																						
147. *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht.																		1								
148. *Ribes triste* Pall.	2		1							1					1	1			1	1	1	1				1
149. *Saxifraga nivalis* L.				1							1				1	1					1					
150. *S. foliolosa* R. Br.					1		1		1																	
151. *S. firma* Litw. ex A. Los.		2		1						1	1		1		1	2	1		1	1	1					2
152. *S. redowskiana* Sternb.		1		1							1		1			1	1		1	1	1					
153. *S. cernua* L.																										1.
154. *S. puncatata* subsp. *nelsoniana* (D. Don) Hult.	1		1	1	1	1			1	1		1	1			1	1	1		1	1	1		1	1	
155. *S. hyperborea* R. Br.					1																					
156. *Comarum palustre* L.							2	2																		
157. *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.	1	1													1	1			1	1	1				1	1
158. *Spiraea stevenii* Rydb.	1			1					1										1	1	1	1				
159. *Potentilla uniflora* Ledeb.		1		1							1				1	1	1		1		2					1
160. *P. nivea* L.															1				1		1					2
161. *P. arenosa* (Turcz.) Juz.		1		1											2											2
162. *P. elegans* Cham. et Schlecht.															1					1	1					
163. *P. stipularis* L.																					1					
164. *Rubus arcticus* L.											1															
165. *R. chamaemorus* L.							2					2											3			
166. *Novosieversia glacialis* (Adams) Bolle												3														
167. *Dryas punctata* Juz.		2	1	1						2			3	1	2	2	3	1	1	1	2	2	1	3	1	
168. *Rosa acicularis* Lindl.	1	1	1	1			1		1	1		1	2		2	1		1		1	1					2
169. *Hedysarum obscurum* L. s. l.	1	1	1	1		1			1	2	1	1	1		1	1		1	1		2	2		1	2	2
170. *Astragalus schelichovii* Turcz.	1	1	1	1																						
171. *A. tugarinovii* N. Basil.																					1					
172. *A. alpinus* L.	2	1	2	1						1					1		1		1		1	1				1
173. *Oxytropis vassilczenkoi* Jurtz.		1			1																					
174. *O. vassilczenkoi* Jurtz. s. l. (ксеротермный экотип)															1											
175. *O. middendorffii* Trautv.	2	1	1		1		1				1															1

Продолжение

Вид	I			II		III						IV			V			VI		VII						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
176. *O. mertensiana* Turcz.		1																								
177. *O. maydelliana* Trautv.																					1					
178. *O. tschuktschorum* Jurtz.		1			1					1	1	1	1		1	1	1	1	1		1			1		
179. *O. campestris* (L.) DC. sampl.															1											
180. *Chamaenerion latifolium* (L.) Sweet	1	1		2					2	1								2	1		1					
181. *Ch. angustifolium* (L.) Scop.															2	1				1						1
182. *Hippuris vulgaris* L. s. l.								3																		
183. *Pyrola grandiflora* Rad.	1		1																							
184. *P. incarnata* Fisch.	2	1	1							1																
185. *Ramischia obtusata* (Turcz.) Freyn		1		1						1																
186. *Empetrum nigrum* L.		3	2	2		2	2			3	2	2	2	2	3	3	2		1	1	1	2	1	2		3
187. *Ledum palustre* subsp. *decumbens* (Ait.) Hult.		1	2	2		3	2	2	2	3	2	2	3	2	2	2	2		1	2	3	2	2	2	1	2
188. *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.							3				3	3														
189. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don							2		3		2	2		2									2	2		
190. *Andromeda polifolia* L.							2					2		2												
191. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu		2					2		2	2	2	2	2		2	2	1				2	2	1	2		
192. *Rhododendron parvifolium* Adams							3										2				2		1			
193. *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* (Lodd.) Hult.			2				2			3	2	3	3		2	2	1	2		2	2	2	2	2		2
194. *V. uliginosum* subsp. *microphyllum* Lange		2	2			3	3	3	2	3	2	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	3	3	2	2	2
195. *Oxycoccus microcarpus* Turcz.												1.														
196. *Diapensia obovata* F. Schmidt		1					1			1	2	2		1		1	2				2	1	1	2		
197. *Androsace septentrionalis* L.		1													2						1					1
198. *Gentiana glauca* Pall.									1							2		1								
199. *Dracocephalum palmatum* Steph.	1	1	1							1	1		2		2	1	1	1	1	1	2	1			1	2
200. *Myosotis asiatica* (Vestergr.) Schischk.																										2

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
201. *Pedicularis amoena* Adams																										1
202. *P. lapponica* L.			1			1	1					2	1										1			
203. *P. capitata* Adams		1							1			1			1		1					1				
204. *P. labradorica* Wirsing							1					1											1			
205. *P. kanei* subsp. *kanei*		1		1							1										1					
206. *P. parviflora* subsp. *pennellii* (Hult.) Hult.							1	1						1												
207. *P. sudetica* subsp. *albo-labiata* Hult.							1																			
208. *Pinguicula villosa* L.												1										1				
209. *P. variegata* Turcz.							2					2		1									2			
210. *Linnaea borealis* L.																					2					
211. *Valeriana capitata* Pall.	1																	1								
212. *Antennaria friesiana* (Trautv.) Ekman	1	1	1							1	1					1	1		1		1			1	1	1
213. *A. villifera* Boriss.	1	1																								
214. *A. monocephala* subsp. *angustata* (Greene) Hult.		1																								
215. *Erigeron kamtschaticus* DC.				1.																						
216. *Artemisia arctica* Less.	1		2	1	1	1	1		2	2	1	1	1					1	2		2	2		1		1
217. *A. borealis* Pall.		1		1																						
218. *A. kruhsiana* Bess.	1	2		2						1					1	1					1					2
219. *A. glomerata* Ledeb.	1	1		1						1	1		1		1	1			1		2			1		1
220. *Saussurea tilesii* Ledeb.																							1			
221. *Arnica frigida* C. A. Mey.		1		1											1	1			1		1			1		1
222. *A. iljinii* (Maguire) Iljin	1	1																			1					1
223. *Senecio tundricola* Tolm.													1	2			1				1					1
224. *S. kjellmanii* Pors.							1																			
225. *S. atropurpureus* (Ledeb.) Fedtsch.																					1					
226. *S. frigidus* (Richards.) Hook.																					1					
227. *Nardosmia frigida* (L.) Hook.							2																			
228. *N. glacialis* Ledeb.		1					1					1									1					
229. *Crepis nana* Richards.				1																	1					
230. *Taraxacum* sp.$_1$ e sect. *Ceratophora*	1	1																								
231. *Taraxacum* sp.$_2$ e sect. *Ceratophora*																	1									1
232. *Draba arctogena* Ekman															1	1										

вороничные, дриадовые и багульниковые тундры, многоликие сообщества травянистых ксерофитов (фрагменты каменистой степи). Покрытие ксеротермных травянистых группировок колеблется от 20 до 70%. На некоторых склонах имеется лишайниковая синузия.

16. Склоны бугров иной экспозиции (не южные) одеты сообществами также ксероморфными по облику, но из травянистых ксерофитов на них произрастают лишь виды, наиболее активные, например *Dracocephalum palmatum*, *Festuca lenensis*.

17. Горизонтальные поверхности моренных террас столь же ксероморфны, как и южные их склоны, но скорость эрозии на них ниже, чем на склонах. В зимнее время при сильных ветрах снег сдувается с поверхности террас, поэтому здесь развиты пятнистые дриадово-лишайниковые тундры с мелколистной формой *Dryas punctata*, характерной для открытых мест с сильными ветрами.

VI. **Долины горных ручьев.** 18. Берега горных ручьев всегда сложены крупными валунами, лишь кое-где сменяющимися участками мелкой гальки. На них развиваются прерывистые ивняки (*Salix krylovii*), изредка встречаются кусты чозении, но набор травянистых видов невелик. В глубоких и узких долинах горных ручьев наблюдаются большая амплитуда суточных температур и резкий суточный паводок.

19. Скалы каньонов высотой 5—8 м слабо рассечены, на них мало крупных уступов, щелей и углублений и разнообразие экологических ниш невелико. Большей частью скалы сухи, лишь кое-где заметно просачивание грунтовых вод.

VII. Горные местообитания. 20. Каменистые осыпи, образованные крупными обломками горных пород, заселены растениями крайне слабо. Лишь на небольших изолированных скоплениях мелкозема образуются разреженные ксерофитные группировки. Гранитоидные породы разрушаются медленно, а небольшое количество мелкозема, которое при этом образуется, проваливается глубоко под обломки пород.

21. Щебнистые осыпи и склоны гор более пологи, чем каменистые, угол наклона 20—25°(30°). Увлажнение на этих склонах недостаточное, характерна сильная обдуваемость. Почвы скелетные или отсутствуют (на осыпях). Склоны покрыты различными вариантами кустарничково-лишайниковых и травянисто-кустарничковых тундр, часто с мозаичным чередованием куртин *Dryas punctata* и *Salix tschuktschorum*. Покрытие растительности на отдельных участках колеблется от 30 до 60%. Характер растительности щебнистых склонов и осыпей почти не зависит от экспозиции. Кустарники поднимаются по щебнистым склонам до относительной высоты 100—150 м.

22. Ложбины стока, представляющие широкие корытообразные углубления склонов, имеют благоприятный ветровой режим, зимой надежно укрыты снегом. Сток вдоль ложбин влечет за собой улучшение почвенных условий для растений (увеличение почвенного слоя, мелкокомковатая структура, обогащение элементами минерального питания), поэтому здесь обычны сравнительно эутрофные кустарничково-моховые тундры, нередки также ивняки из *Salis pulchra* и иво-ольховники.

23. Замоховелые склоны занимают участки, зимой хорошо укрытые снегом, а летом подвергающиеся действию не сильных (часто боковых), но регулярных ветров. Покров мхов достигает мощности 20 см и представляет собой фон с бедными и очень сходными группировками высших растений на разных склонах (сравните с 13-м типом — замоховелыми шлейфами).

24. Горные седловины и нагорные террасы большей частью щебнисты, хотя имеются также большие площадки с застойным увлажнением и, соответственно, с гигрофильной растительностью. На сухих местах щебень уплотнен; тундры здесь кустарничковые и кустарничково-лишайниковые. Весьма обычны кустарниковые куртины белой березы.

25. Скалы на склонах гор — мало распространенный экотоп в окрестностях Телекайской рощи. Так же как и скалы каньонов, это слабо расчлененные скалы, имеющие вид сухих и лишенных скоплений мелкозема каменных стен.

26. Южные щебнисто-мелкоземистые участки склонов гор по их экологическому режиму представляют собой аналогии южных склонов моренных бугров. Здесь также крайне сухо, но влияние сильных ветров уже не столь велико, как на склонах морен. Угол наклона 30—45°. Покрытие растительности от 50 до 90%. Распространение фрагментов каменистых степей (иногда с большим участием *Rosa acicularis*) приурочено к местам с углом наклона 30—35° и со значительной подвижностью субстрата. Каменисто-степные группировки иногда занимают участки в несколько десятков квадратных метров и граничат на одном и том же склоне с сообществами тундровых кустарничков. Щебнисто-мелкоземистые участки (с фрагментами каменистой степи) располагаются на различной высоте, от нижних частей гор (сразу над шлейфом) до 400 м от днища котловины.

Нами приводится список флоры окрестностей Телекайской рощи. Номера столбцов означают номера типов урочищ (I—VII) и типов местообитаний (1—26), согласно их описанию в тексте. Цифры колонок показывают характерное обилие вида для соответствующего типа местообитаний по трехбалльной шкале (1 — un, rar, sol; 2 — sp, cop_1, 3 — cop_{2-3}, soc). Жирный шрифт цифры обилия означает относительное постоянство вида на местообитаниях соответствующего типа (высокую константность), простой шрифт — спорадичность вида в данном типе. Виды, встреченные только в одном месте, помечены точкой при цифре обилия.

Считаю долгом выразить благодарность за помощь в определениях Н. Н. Цвелеву, В. В. Петровскому и моему руководителю Б. А. Юрцеву.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1971). I—VI. — Васьковский А. П. (1955). Современное оледенение северо-востока СССР. Матер. по геол. северо-востока СССР. — Васьковский А. П. (1958). Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников—ценозообразователей на крайнем северо-востоке СССР. Матер. по геол. и полезн. ископ. северо-востока СССР, 13. — Прикладной климатологический справочник по северо-востоку. (1960). — Соболев Л. Н. (1950). Растительность и почвы как элемент ее местообитания. Физико-географическое районирование. В кн.: Казахстан. — Солнцев Н. А. (1949). Снежники. — Сочава В. Б. (1930). О некоторых интересных растениях Анадырского края. Ж. Русск. бот. общ., 15, 4. — Dansereau P. (1957). Biogeography, an ecological perspective.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 14 XII 1972.

SUMMARY

The paper concerns one of the most interesting places of Chukotka — the relict Telekaj grove of *Chosenia arbutifolia*. A sketch-map (fig. 1) is given to show the distribution of vegetation in the area of interest. A short general discription of the region is provided, and besides a list of the most important habitats with their short characteristics is given. The list of flora (including 232 species) is complemented by its subdivision into typological habitats mentioned above. New infraspecific taxa are described (*Festuca lenensis* var. *villosula*, *Betula cajanderi* subsp. *minutifolia* and its form f. *fruticans*, *Stellaria calycantha* subsp. *pilosella*, *Salix pulchra* var. *betulicortex*).

УДК 537.531:581.41:581.44 : 582.949.2

Т. К. Кашина

ДЕЙСТВИЕ ОСТРОГО ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ НА АПИКАЛЬНУЮ МЕРИСТЕМУ ВЕГЕТАТИВНОГО ПОБЕГА *PERILLA OCYMOIDES* L.

T. K. KASHINA. EFFECT OF ACUTE GAMMA-IRRADIATION ON THE APICAL MERISTEM OF *PERILLA OCYMOIDES* L. VEGETATIVE SHOOT

В работе рассмотрено строение апикальной меристемы вегетативного побега периллы масличной перед облучением и на 10, 30 и 85-й день после однократного γ-облучения растений в дозах 3, 6 и 9 кр. Описаны повреждения клеток апекса и последующие проявления этих повреждений. Прослежен генезис раздвоения побегов. Дается сопоставление собственных данных с результатами биохимического изучения облученных верхушек побегов периллы (Сергеева, 1970).

Реакция меристем на облучение — основа появления любых радиоморфозов (Gunckel, 1957). Отсюда понятен интерес исследователей к этому вопросу и важность накопления экспериментальных данных, получаемых при разных способах облучения и на разных объектах. Задачей данной работы было изучение анатомического строения верхушки побега периллы в течение длительного периода после однократного γ-облучения целого растения.

Материал и методика

Объектом служила перилла масличная *Perilla ocymoides* L. (*Labiatae*) сорта Новинка. Периллу выращивали в камерах с лампами ДРЛ при непрерывном освещении, чтобы не допустить перехода к цветению. Когда растения были высотой около 15 см, их облучали в γ-установке Агрофизического НИИ (АФИ) типа ГУБЭ-1500 от источника Co^{60} (при мощности 360 р/мин.) в дозах 3, 6 и 9 кр. Такой диапазон доз давал возможность получить все градации угнетения роста, от временной задержки до полного подавления (Савин, 1965; Шутов, 1966). Опыты проводились в лаборатории биокибернетики АФИ в 1966—1968 гг. Перед облучением, а также через 10, 30 и 85 дней после начала опыта измеряли растения и фиксировали (по Карнуа и Навашину) верхушечные почки.

Зафиксированный материал обрабатывали по методике, общепринятой при приготовлении постоянных препаратов: обезвоживали в серии спиртов, заключали в парафин, резали на микротоме (Прозина, 1960). Срезы делали продольные и поперечные, толщиной 10 мкм. Препараты окрашивали генциановым фиолетовым, по Ньютону. С полученных препаратов были сделаны анатомические рисунки рисовальным аппаратом РА-4 и микрофотографии.

Подсчет митозов в точках роста производился по методике, рекомендованной В. Г. Грифом. На 5 продольных медианных срезах каждой почки с помощью рисовального аппарата учитывалось как общее количество клеток протомеристемы, так и количество делящихся клеток, находящихся во всех фазах митоза от профазы до телофазы включительно.

Площадь клеток в точках роста определялась в относительных единицах: на ватман с помощью РА-4 (при увеличении 15×40) переносили контуры клеток, а затем эти обведенные и вырезанные кусочки взвешивали на аналитических весах. Полученный вес относили к весу 1 $см^2$ ватмана. Измерение высоты самых молодых листовых зачатков и диаметра ядер в клетках конуса нарастания производилось с помощью винтового окуляр-микрометра МОВ-15.

Результаты измерений обрабатывались статистически по методу условного среднего (Рокицкий, 1964; Плохинский, 1970, и др.). Достоверность разницы между опытом и контролем обозначена во всех таблицах при вероятности безошибочных прогнозов 0.95—×; 0.99—××; 0.999—×××. Число измерений будет указано в дальнейшем для каждого случая отдельно.

Экспериментальная часть

Перед облучением у растений периллы высотой около 15 см с 8 ярусами листьев внутри верхушечных почек было по 4—5 пар листовых зачатков (9—13). В течение пластохрона размер конуса нарастания периллы изменялся от минимального (плоский конус сразу после заложения листовых зачатков: высотой 0—1, в диаметре 12—15 клеток) до максимального (холмовидный конус перед заложением листовых зачатков: высотой 5—7, в диаметре 16—20 клеток). В наружном слое конуса нарастания деления происходили только антиклинально, а во втором слое, кроме того, и периклинально, что обычно было связано с заложением листовых зачатков. Для удобства описания будем называть наружный слой конуса — туникой, а остальную часть его — корпусом согласно концепции туника — корпус Шмидта (Эсау, 1969).

Основным внешним проявлением радиационного повреждения растений периллы было угнетение роста главного стебля (табл. 1). Через 10 дней после начала опыта все облученные растения были ниже контрольных, причем в двух вариантах (после 6 и 9 кр) они достоверно не отличались от исходных. Помимо этого, они, как и перед облучением, имели всего по 8 ярусов листьев, в то время как у контроля еще одна (9-я) пара листовых зачатков перешла к внепочечному развитию. Изучение внутренней структуры облученных почек показало, что делящихся клеток в них

ТАБЛИЦА 1

Прирост главного стебля периллы в норме и после облучения

Доза, кр	Высота растений, см				Прирост, см
	исходная		конечная		
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	
			На 10-й день опыта		
0	10	14.65±0.47	10	21.65±0.50	7.0
3	11	14.5±0.24	11	16.7±0.24×××	2.2
6	10	14.75±0.28	10	15.55±0.25×××	0.8
9	9	14.5±0.36	9	15.1±0.41×××	0.6
			На 30-й день опыта		
0	11	15.4±0.28	11	38.3±0.56	22.9
3	11	15.4±0.32	11	30.7±0.75×××	15.3
6	12	15.3±0.32	12	19.1±0.57×××	3.8
9	13	16.1±0.16	13	17.3±0.33×××	1.2
			На 85-й день опыта		
0	4		4	143.2±3.45	128.0
3	4	15	4	133.0±3.32	118.0
6	4		4	102.3±5.85×	87.3

значительно меньше, чем в контроле, причем число их экспоненциально зависит от дозы (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Число делящихся клеток в конусах нарастания периллы на 10-й день опыта

Доза, кр	Число почек	Число клеток в почках		Процент делящихся клеток
		общее	в том числе делящихся	
0	10	2782	108	3.88±0.37
3	5	990	14	1.41±0.37×××
6	10	1951	11	0.56±0.16×××
9	10	2451	1	0.04±0.04×××

Уменьшение процента делящихся клеток привело к тому, что почки облученных растений на 10-й день опыта находились в том же пластохроне, что и перед облучением, а хронологический возраст большинства клеток их стал больше, чем возраст сходно локализованных клеток апикальной меристемы контроля. Это проявилось, в частности, в увеличении размеров клеток (рис. 1). Для измерений мы выбрали центральную зону конуса нарастания (по 1.5—2 клетки в обе стороны от медианы), потому что именно эта зона наименее изменчива в норме, так как она не участвует в заложении листовых зачатков.

Расчет производился двумя способами: при числе измерений, равном числу почек (верхняя часть табл. 3), и числе измерений, равном числу клеток (нижняя часть табл. 3). Результаты, полученные в обоих случаях, очень близки, но точность опыта выше при втором способе расчета. Оказалось, что среднее увеличение площади клетки центральной зоны после облучения 3, 6 и 9 кр составляет соответственно 33,75 и 110% по сравнению с контролем. Причем достигается это увеличение в основном за счет увеличения размера клетки корпуса, а не туники. Величина ядер этих же клеток в норме и после облучения приведена в табл. 4.

Как видно из табл. 4, диаметр ядер клеток туники и корпуса после облучения достоверно не отличается от контроля; увеличение площади облученных клеток практически не сопровождается увеличением ядер в них.

Отличие клеток облученных почек от контрольных проявилось также в утрате ими меристематичности и гибели некоторых из них, приводящей к некрозам; некрозы всегда были локализованы в центральной части 2-го и 3-го субапикальных слоев (рис. 1, *г*). Количество почек с некрозами возрастало с дозой облучения.

ТАБЛИЦА 3

Средняя площадь клетки конуса нарастания периллы на 10-й день опыта

(в относительных единицах)

Доза, кр	В среднем в центральной зоне			В том числе в тунике			В том числе в корпусе		
	n	$M \pm m$	процент к контролю	n	$M \pm m$	процент к контролю	n	$M \pm m$	процент к контролю
0	3	26.0±0.30	100	6	26.13±1.80	100	6	24.60±1.17	100
3	4	34.6±1.91××	133	4	27.75±2.64	106	4	36.46±2.35××	147
6	6	45.6±3.33×××	175	7	34.51±2.71×	132	7	48.93±3.58×××	198
9	6	54.6±3.93×××	210	7	30.76±2.12	117	7	64.99±6.17×××	264
0				30	25.5±1.42	100	74	23.54±1.11	100
3				17	27.41±1.85	107	56	35.49±1.05×××	151
6				32	33.14±2.07××	138	88	46.76±1.92×××	199
9				34	30.1±1.24×	118	81	63.2±2.97×××	269

ТАБЛИЦА 4

Диаметр ядер клеток туники и корпуса контрольной и облученной почек на 10-й день опыта

(в делениях окуляр-микрометра)

Вариант	Контроль		9 кр		Процент к контролю
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	
Туника	26	22.92±0.95	36	22.83±0.65	99.61
Корпус	74	24.88±0.50	64	26.31±0.58	105.51

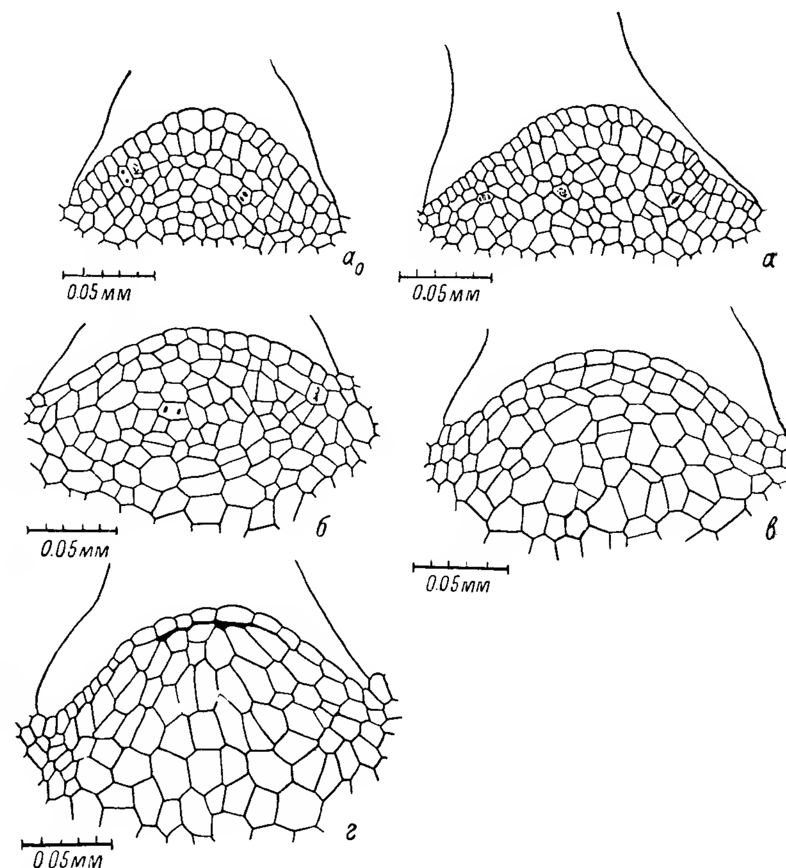


Рис. 1. Строение конусов нарастания периллы в норме и на 10-й день после гамма-облучения.

a_0 — контроль в начале опыта; *а* — контроль через 10 дней после начала опыта; *б*, *в*, *г* — через 10 дней после облучения 3, 6 и 9 кр соответственно, в варианте 9 кр (*г*) видны некрозы — следы гибели клеток.

Судя по увеличению размеров клеток облученных почек и появлению некрозов в центральной части их, можно было ожидать, что облученные почки по сравнению с контрольными будут более крупными и плоскими. Однако оказалось, что и в контроле и в любом варианте опыта форма конуса нарастания, количество клеток на продольном медианном срезе его, а также высота самых молодых листовых зачатков показывают боль-

шую индивидуальную изменчивость, обусловленную, по-видимому, фазой пластохрона, в которой растение было зафиксировано. Следовательно, изменения внешней конфигурации облученных апексов периллы на 10-й день опыта оказываются перекрытыми их внутрипластохронными изменениями.

На 30-й день опыта облученные растения были по-прежнему ниже контрольных, но теперь во всех вариантах опыта они стали достоверно отличаться от исходных (табл. 1). Кроме того, у них появились листья, аномальные по форме и окраске.

Верхушечные почки контрольных растений отличались от исходных тем, что находились не в 12—13-м пластохроне, как месяц назад, а в 17—18-м, так как за это время в них появилось по 4—5 пар новых листовых зачатков (рис. 2, $а_0$, $а_1$, см. вклейку).

Верхушечные почки растений, облученных 9 кр, так и не образовали за месяц ни одного нового листового зачатка и находились в том же (12-м) пластохроне, что и перед облучением (рис. 2, $г_1$).

Верхушечные почки растений, облученных 3 и 6 кр, образовали новые листовые зачатки, но листорасположение их часто было очередным и мутовчатым вместо супротивного (рис. 2, $в_{1-\text{I,II}}$). В связи с этим было трудно правильно ориентировать их для приготовления микротомных срезов и установить точно количество появившихся в них зачатков, а следовательно, и пластохрон. Кроме нарушений филлотаксиса, у некоторых растений этих вариантов наблюдалось раздвоение побегов, как главных, так и боковых (рис. 2, $б_{1-\text{I,II}}$ $в_{1-\text{III}}$).

Через 3 месяца после начала опыта растения, облученные 3 и 6 кр, сильно выросли, но были все еще ниже контрольных (табл. 1).[1] Действие облучения проявилось теперь не только в угнетении роста главного стебля, как 2 месяца назад, но и в появлении радиоморфозов стебля — фасциаций, изгибов, перевивов, раздвоений. Они наблюдались как на главном, так и на боковых побегах в обоих вариантах опыта, но после облучения 3 кр встречались реже. Количество листьев у контрольных и облученных растений стало примерно одинаковым (по 21—23 яруса), но среди облученных были радиоморфозы. Число листьев, аномальных по форме и окраске, всегда ограничивалось теми 4—5 парами, которые находились в верхушечной почке в момент облучения (9—13 ярусы). Начиная с 14 яруса, появлялись нормальные листья, иногда даже бóльшие по размерам, чем листья соответствующих ярусов контроля, но филлотаксис их часто был нарушен. Из одного узла выходило от 1 до 5 листьев, причем если 2, то расположенных не супротивно, а рядом, с одной стороны.

Верхушечные почки таких растений по анатомическому строению не отличались от контрольных.

Обсуждение

После облучения периллы появились типичные радиационные эффекты — угнетение роста, нарушение филлотаксиса, раздвоение побегов — эффекты, отмеченные уже первыми радиобиологами (Stein, 1926 и др., — цит. по: Gager, 1936; Johnson, 1926, 1931, 1936 и др.; Jrvine, 1939, 1940; Бреславец, 1946) и многократно воспроизведенные позже (см. обзоры: Gunckel, Sparrow, 1954; Gunckel, 1957, 1965). Попытаемся проанализировать ход возникновения этих нарушений.

Как известно, факторы, регулирующие рост и деление клеток в апексе, одновременно определяют и его органогенез (Foster, 1936). Следовательно, радиационные повреждения клеток апекса и характер распределения этих повреждений пе могут не сказаться впоследствии. В апексах побегов периллы после облучения наблюдались 2 типа явлений, связанных с характером поражения клеток:

[1] В варианте 9 кр растения погибли через 2 месяца после облучения, так и не возобновив роста.

1) задержка деления, увеличение размеров и степени дифференцировки всех клеток; 2) некрозы — следы гибели некоторых из них.

О задержке делений в облученных меристемах и ее следствиях — увеличении размеров и степени дифференциации клеток — сообщали многие авторы. Четкую зависимость уменьшения митотического индекса апексов побегов с увеличением дозы облучения установили Игбал (Iqbal, 1969) и Лапинс и Хоф (Lapins a. Hough, 1970).

При измерении клеток в поврежденных и неповрежденных апексах главная трудность заключается в подборе сравнимых, т. е. четко локализованных, участков, поскольку и в норме клетки внутри апекса далеко не однородны (Priestley, 1929). Одни авторы отмечали увеличение после облучения ширины клеток дерматогена (Mackie и др., 1952; Stein a. Sparrow, 1963), большинство же констатировало увеличение среднего размера клетки на апекс (Васильев, Маслова, 1959; Foard a. Haber, 1961; Pratt, 1968; Iqbal, 1969; Lapins a. Hough, 1970). Новым в нашей работе было раздельное измерение клеток туники и корпуса «меристемы ожидания», выявившее четкое различие в масштабах увеличения. Оказалось, что площадь клетки корпуса после облучения 9 кр увеличивается в 2.7 раза, а клетки туники — всего на 18%. Сходные результаты получены Игбалом (1969), показавшим, что в сильно поврежденных апексах перца, где туника и корпус неразличимы, среднее увеличение размера клетки на апекс в 3—6 раз больше, чем в менее поврежденных апексах с отчетливо выраженной туникой.

Увеличение размеров клеток после облучения сопровождается утратой ими меристематичности, приводящей к ненормальному созреванию областей, соответствующих меристемам. Акропетальное продвижение созревания клеток облученных меристем отмечается во многих работах (Pratt, 1959; Foard a. Haber, 1961; Kuechnert, 1962; Evans, 1965; Lapins, Hough, 1970).

Если описанные выше повреждения всех клеток облученной меристемы могут вызывать только задержку или остановку развития, то локальные повреждения некоторых из них приводят и к нарушениям иного рода — радиоморфозам.

Примером локального повреждения клеток апекса являются некрозы. В зависимости от расположения некрозов выделено 2 типа повреждения апексов побегов: 1-й — «снаружи внутрь», когда наружные клетки первые, а внутренние последние показывают радиационное поражение, а 2-й — наоборот, «изнутри кнаружи», когда последними остающимися в живых тканями являются первый слой туники и эпидермис листового зачатка (Miksche и др., 1962). Причем установлено, что генеративным апексам покрытосеменных и апексам голосеменных свойствен 1-й тип повреждения (Gunckel, Sparrow, 1954; Sagawa, Mehlquist 1957; Dommerques, 1961; Miksche и др., 1962; Bostrack, Sparrow, 1969; Iqbal, 1969; Cecich, Miksche, 1970), а вегетативным апексам покрытосеменных — 2-й (Crockett, 1957, 1968; Pratt и др., 1959; Pratt, 1959, 1967; Kuehnert, 1962; Bouharmont, 1965; Iqbal, 1969; Lapins, Hough, 1970; Sekiguchi и др., 1971). Перилле, судя по непрерывности туники и локализации некрозов в субапикальных слоях, свойствен 2-й тип радиационного повреждения, типичный для большинства изученных к настоящему времени вегетативных апексов покрытосеменных.

Некрозы после облучения могут быть результатом как митотической, так и интерфазной гибели клеток. Локализация некрозов в вегетативных почках в области «меристемы ожидания» с ее относительно низкой митотической активностью, а не в области инициального кольца, митотический индекс которого максимален, противоречит общепризнанной положительной связи между клеточной активностью и радиочувствительностью (правило Бергонье — Трибондо — Bergonie et Tribondeau, 1906) и приводит к мысли, что некрозы в данном случае — результат не митотической, а интерфазной гибели клеток.

Примерами внешнего проявления локального повреждения клеток апекса является раздвоение побегов и нарушение филлотаксиса. По литературным данным, радиоиндуцированное раздвоение побегов может происходить путем дихотомии и за счет адвентивных образований (Kreybig, 1961; Haccius u. Reichert, 1963; Iqbal, 1970). Изучение генезиса раздвоения верхушек побегов периллы показало, что в одних случаях, после облучения 6 кр, наблюдалась ложная дихотомия: коррелятивная стимуляция пазушных почек при отставании роста верхушечного апекса (рис. 2, b_{1-11}), а в других, после облучения 3 кр, — истинная дихотомия: активизация роста флангов самого верхушечного апекса при инактивации или некрозе клеток центральной зоны его (рис. 2, $б_{1-I,II}$). Причем появления периклинальных делений в центре первого слоя туники, с которыми Кунерт (Kuehnert, 1962) связывает раздвоение побегов томатов, у периллы обнаружено не было.

Нарушенный филлотаксис был характерен только для тех листьев периллы, зачатков которых еще не было в точке роста в момент облучения. Причиной нарушения филлотаксиса, несомненно, было изменение топографии делений, приводящих к заложению листовых зачатков, вследствие бóльшей повреждаемости делящихся клеток.

Таким образом, большую часть нарушений, вызываемых облучением, можно объяснить, исходя из повреждения клеток апекса побега. Но поскольку эти клетки являются центрами образования ауксинов (Синнот, 1963), то повреждение их не может не сопровождаться физиологическим имбалансом.

Сходство радиоиндуцированных эффектов с последствиями действия неспецифических факторов (ростовых веществ, избытка свободных аминокислот и т. д.) отмечалось уже давно (Johnson, 1936; Snow a. Snow, 1937; Irvine, 1939, 1940; Ball, 1944; Steinberg и др., 1949; Gunckel и др., 1953). Ганкель, Спэрроу, Морроу, Христенсен (Gunckel и др., 1953), например, писали, что «морфологические нарушения, индуцированные высокими дозами, сходны с нарушениями, вызываемыми понижением уровня ауксина, и, наоборот, нарушения, индуцированные довольно низкими дозами, сходны с нарушениями, вызываемыми повышением уровня ауксинов».

Биохимическое изучение верхушек побегов периллы, проведенное Е. А. Сергеевой (1970) на материале этих же или параллельных опытов, подтверждает это положение и дает некоторые дополнительные сведения по этому вопросу. В начальный период после облучения в верхушках побегов накапливаются ассимиляты. Так, в варианте 3 кр C^{14} содержалось на 27%, а в варианте 6 кр — на 32% больше, чем в контроле. Суммарное содержание ростактивирующих веществ в них в это время уменьшалось с возрастанием дозы, а содержание ингибиторов, наоборот, увеличивалось.

Через месяц после начала опыта облученные верхушки побегов по количеству меченых ассимилятов уже почти не отличались от контрольных. Суммарное содержание ростактивирующих веществ в них в вариантах 3 и 6 кр превышало контроль на 67%, в то время как суммарное содержание ингибиторов, наоборот, падало. Через 3 месяца после начала опыта верхушки побегов и по количеству ассимилятов, и по содержанию стимуляторов и ингибиторов роста почти не отличались от контроля.

Таким образом, между меристематической активностью апексов побегов и длительно существующим имбалансом ростовых веществ в них прослеживается зависимость. Понижению митотической активности меристем соответствует уменьшение количества активаторов роста по сравнению с контролем; возобновление митотической активности, приводящей к появлению радиоморфозов, связано с превышением уровня содержания активаторов роста по сравнению с контролем; нормализация структуры и функций апекса характеризуется содержанием активаторов роста, сходным с контролем. В то же время между меристематической активностью и суммарным содержанием ингибиторов роста четкой зависимости не наблюдается.

Выводы

1. В апексе побега периллы в начальный период после облучения наблюдается задержка деления, увеличение размеров и степени дифференциации всех клеток и некрозы — следы гибели некоторых из них. Перечисленные эффекты зависят от дозы облучения.

2. Судя по локализации некрозов в центрально расположенных клетках 2-го и 3-го субапикальных слоев и непрерывности туники, перилле свойствен 2-й тип радиационного повреждения («изнутри кнаружи», Miksche и др., 1962), типичный для большинства изученных к настоящему времени вегетативных апексов покрытосеменных.

3. Через месяц после облучения повреждения клеток апекса побега периллы проявляются морфологически. По-видимому, подавление делений всех клеток апекса приводит только к угнетению роста стебля и задержке гистогенеза листовых зачатков, крайним выражением которой является «фиксация» апекса в исходном пластохроне, в то время как локальные повреждения некоторых из них, кроме того, приводят и к радиоморфозам: нарушению филлотаксиса и раздвоению побегов.

4. Раздвоение побегов периллы происходит двумя способами. После облучения 3 кр имеет место истинная дихотомия, т. е. активизация флангов верхушечной меристемы при инактивации или некрозе ее центральных клеток. После облучения 6 кр — ложная дихотомия, т. е. коррелятивная стимуляция роста пазушных почек при явном отставании роста главной.

5. Сравнение результатов гистологического и биохимического (Сергеева, 1970) изучения верхушек побегов периллы показало, что между меристематической активностью апексов и суммарным содержанием активаторов роста в них прослеживается четкая зависимость, в то время как между меристематической активностью и суммарным содержанием ингибиторов роста такой зависимости не наблюдается.

Автор благодарит М. Ф. Данилову и В. Н. Савина за советы при выполнении этой работы и участие в обсуждении ее результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Бреславец Л. П. (1946). Растение и лучи рентгена. — Васильев И. М. и Е. И. Маслова. (1959). Действие рентгеновского облучения на меристемные клетки зачаточного стебля пшеницы. ДАН СССР, 126, 6. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Рокицкий П. Ф. (1964). Биологическая статистика. — Савин В. Н. (1965). Использование специфического действия ионизирующих излучений при фитофизиологических исследованиях. Сб. трудов по агроном. физике, 12. — Сергеева Е. А. (1970). Действие гамма-лучей на некоторые физиолого-биохимические процессы в растениях периллы. Автореф. дисс. — Сергеева Е. А., Т. К. Кашина. (1971). Биохимическое и гистологическое изучение верхушек побегов *Perilla ocymoides* L. после острого гамма-облучения растений. Тезисы II Всесоюзн. конф. молодых ученых по радиобиологии. Пущино. — Синнот Э. В. (1963). Морфогенез растений. — Шутов А. А. (1966). Изучение влияния гамма-лучей Co^{60} на рост и изменение ростовых взаимосвязей у некоторых сельскохозяйственных растений. Автореф. дисс. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. Ball E. (1944). The effects of synthetic growth substances on the shoot apex of *Tropaeolum majus* L. Amer. J. Bot., 31. — Bergonie I. et L. Tribondeau. (1906). Interpretation de quelques resultats de la radiotherapie et essais de fixation d'une technique rationnelle C. r. Acad. Sci., 143. — Bostrack J. M., A. H. Sparrow. (1969). Effects of chronic gamma-irradiation on the anatomy of vegetative tissues of *Pinus rigida* Mill. Radiation Botany, 9. — Bouharmont J. (1965). Action of X-rays on the apical meristems of diploid and polyploid *Arabidopsis*. *Arabidopsis* information service, 2. — Cecich R. A., J. P. Miksche. (1970). The response of white spruce (*Picea glauca* Moench) shoot apices to exposures of chronic gamma radiation. Radiation Botany, 10, 5. — Crockett L. J. (1957). A study of the tunica — corpus and anneau initial of irradiated and normal stem apices of *Nicotiana tabacum* L. Bull. Torrey Bot. Club, 84. — Crockett L. J. (1968). The effects on chronic gammaradiation on the internal apical configurations of the vegetative shoot apex of *Coleus blumei*. Amer. J. Bot., 55 (2). — Dommerques P. (1961). Action des rayons γ-sur les bourgeons de la varieté de poirier Max Red Bartlett. In: Effects of ionizing radiations on seeds. Proc. Symp., IAEA; Vienna. — Evans H. J. (1965). Effect of radiations on meristematic cells. Radiation Botany, 5, 2. — Foard D. E. a. A. H. Haber. (1961).

Anatomic studies of gamma-irradiated wheat growing without cell division. Amer. J. Bot., 48, 6. — Foster A. S. (1936). Leaf differentiation in angiosperms. Bot. Rev., 2, 7. — Gager C. S. (1936). The effects radium rays on plants. In: Biological effects of radiation. — Gunckel J. E. (1957). The effects of ionizing radiation on plants: morphological effects. Quart. Rev. Biol., 32, 1. — Gunckel J. E. (1965). Modifications of plant growth and development induced by ionizing radiations. Encyclopedia of plant physiology, 15, 2. — Gunckel J. E., A. H. Sparrow. (1954). Aberrant growth in plants induced by ionizing radiation. In: Abnormal and pathological plant growth. Brookhaven Symp. Biol., 6. — Gunckel J. E., A. H. Sparrow, H. Morrow, E. Christensen. (1953). Vegetative and floral morphology of irradiated and non-irradiated plants of *Tradescantia paludosa*. Amer. J. Bot., 40, 5. — Haccius B. u. H. Reichert. (1963). Restitutionserscheinungen an pflanzlichen Meristemen nach Röntgenbestrahlung. I. Die Genese strahleninduzierter Sprossgabelungen. Planta, 60, 3. — Iqbal J. (1969). Radiation induced growth abnormalities in vegetative shoot apices of *Capsicum annuum* L. in relation to cellular damage. Radiation Botany, 9, 6. — Iqbal J. (1970). Recovery from cellular damage in vegetative shoot apices of *Capsicum annuum* L. after acute gamma-irradiation. Radiation Botany, 10, 4. — Irvine V. C. (1939). Comparative effects on primordial tissues of X-radiation and treatment with certain growth-promoting substances. J. Colorado Wyoming Acad. Sci., 29, 2, (5). — Irvine V. C. (1940). X-radiation and growth substances as affecting plant primordial tissues. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 43 (3). — Johnson E. L. (1926). Effect of X-rays upon growth development and oxidizing enzymes of *Helianthus annuus*. Botan.Gaz., 82. — Johnson E. L. (1931). Effect of X-radiation upon growth and reproduction of tomato. Plant Physiol., 6. — Johnson E. L. (1936). Susceptibility of seventy species of flowering plants to X-radiation. Plant Physiol., 11. — Kreybig T. V. (1961). Strahleninduzierte Sprossgabelungen bei *Sinapis alba*. Österr. Bot. Zeit., 108, 4/5. — Kuehnert C. C. (1962). Cytological and morphological changes induced in tomato as a result of thermal neutron irradiation. Radiation Botany, 2, 2. — Lapins K. O. a. L. F. Hough. (1970). Effects of gamma-rays on apple and peach leaf buds at different stages of development. II. Injury to apical and axillary meristems and regeneration of shoot apices. Radiation Botany, 10, 1. — Mackie R. W., J. M. Blume a. C. E. Hagen. (1952). Histological changes induced barley plants by radiation from P^{32}. Amer. J. Bot., 39. — Miksche J. P., A. H. Sparrow a. A. F. Rogers. (1962). The effects of chronic gamma-irradiation on the apical meristem and bud formation of *Taxus media*. Radiation Botany, 2. — Pratt C. (1959). Radiation damage in shoot apices of Concord grape. Amer. J. Bot., 46. — Pratt C. (1967). Axillary buds in normal and irradiated apple and pear. Radiation Botany, 7. — Pratt C. (1968). Radiation damage in shoots of sweet cherry (*Prunus avium* L.). Radiation Botany, 8, 4. — Pratt C., I. Einset a. M. Zahur. (1959). Radiation damage in apple shoot apices. Amer. J. Bot., 46. — Priestley. J. H. (1929). Cell growth and cell division in the shoot of the flowering plant. New Phytologist, 28, I. — Sagawa J. a. G. Mehlquist. (1957). The mechanism responsible for some x-ray induced changes in flower color of the carnation *Dianthus caryophyllus*. Amer. J. Bot., 44, 5. — Sekiguchi F., K. Jamakawa a. H. Jamaguchi. (1971). Radiation damage in shoot apical meristems of *Antirrhinum majus* and somatic mutations in regenerated buds. Radiation Botany, 11, 2. — Snow M. a. R. Snow. (1937). Auxin and leaf formation. New Phytologist, 36, 1. — Stein O. L. a. A. H. Sparrow. (1963). The effect of chronic irradiation on the growth of *Kalanchoe* cv. Brilliant star. Radiation Botany, 3. — Steinberg R. A., I. D. Bowling a. l. E. McMurtrey. (1949). A possible explanation of symptom formation in tobacco with frenching and mineral deficiencies. Science, 110.

Агрофизический научно-исследовательский институт, Ленинград.

Получено 13 III 1973.

SUMMARY

The study of *Perilla ocymoides* shoot apex anatomical structure has been carried out on the 10, 30 and 85 day after acute gamma-irradiation of plants with 3, 6 and 9 kr. The damages of apex cells and the subsequent development of these injuries are described. The genesis of shoot bifurcation is traced. The author's own data are compared with the results of biochemical study of irradiated *Perilla* shoots apex (Sergeeva, 1970).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 581.111 2 : 582.4/.9

В. И. Абражко

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ СОСУЩЕЙ СИЛЫ КОРНЕЙ ДЕРЕВЬЕВ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

V. I. ABRAZHKO. THE METHODS OF DETERMINING SUCKING FORCE OF TREE ROOTS IN FIELD CONDITIONS

Обсуждаются недостатки существующих полевых методов определения сосущей силы корней растений. На примере *Picea abies* Karsten показаны различия сосущей силы отрезанных и неотрезанных корешков. Дается методика определения сосущей силы неотрезанных корневых окончаний, удобная для полевых исследований. Высокая точность метода дает возможность проследить сезонную динамику величин сосущей силы корней, а также выявить различия между древостоями различных типов леса.

Сосущую силу корней обычно рассматривают как важнейший показатель влагообеспеченности растений. Дополняя такие характеристики, как структура и размер корневых систем, этот показатель часто используется для оценки физиологического состояния растений, напряженности их конкурентных взаимоотношений внутри фитоценоза (Судницын, 1958; Судницын и Цельникер, 1960; Rehder, 1960; Slavikova, 1965, 1966; Якушев, 1966; Абражко В. И., 1968, 1973; Взнуздаев, 1969; Давыдова, 1969; Цельникер, 1969; Абражко М. А., 1970, и др.). Нет необходимости говорить о важности значения этого показателя при термодинамической оценке состояния влаги и водного обмена в системе почва—растение—атмосфера.

Между тем методика определения сосущей силы корней до сих пор еще недостаточно разработана. Одним из главных недостатков существующих методов является использование отрезанных корней. Понятно, что иногда невозможно определить сосущую силу на неотделенных от растения корешках из-за их небольших размеров или по иным причинам. В экологических исследованиях результаты таких наблюдений, конечно, можно использовать, однако необходимо знать, насколько значительны различия сосущей силы у отделенных и неотделенных от растения корней. Это положение следует учитывать при термодинамической оценке состояния и передвижения воды в звене почва—корни.

Другим существенным недостатком экологических методов определения сосущей силы корней является низкая достоверность получаемых данных. Величины варьирования этого показателя не приводятся, зачастую используется лишь одно-двукратная повторность измерений. А между тем корневые окончания у деревьев очень дифференцированы по своему физиологическому состоянию. Это связано со структурными и морфологическими особенностями развития корневых систем, жизненным состоянием деревьев, варьированием влажности почвы, возрастом корневых окончаний, их расположением в корневой системе, глубиной про-

никновения в почву и др. Поэтому мы сталкиваемся с гораздо более значительным варьированием величин сосущей силы у корней, чем у листьев и хвои, где используемый материал более однороден.

Учитывая эти недостатки, часто весьма трудно использовать приводимый фактический материал для выявления сезонной динамики сосущей силы корней, ее зависимости от почвенно-эдафических условий. Достаточно сложно в этом случае сравнивать растения различных экологических групп и жизненных форм даже в пределах одного растительного сообщества. В силу этих причин результаты эколого-физиологических исследований сосущей силы корней часто оказываются недостоверными, а выводы необоснованными.

Нами сделана попытка разработать и использовать полевой метод определения сосущей силы корней *Picea abies* Karsten. Для этого важно было получить статистически достоверные величины сосущей силы у неотделенных корневых окончаний непосредственно в лесу. Анализ результатов многолетних исследований выявил возможность получения такого показателя для значительной совокупности деревьев, характеризующих с достаточной точностью весь древостой ценоза и позволяющих дать сравнительную оценку этого показателя для древостоев различных типов леса.

Работа выполнена на Южнотаежном стационаре БИН АН СССР (Центрально-лесной госзаповедник МСХ СССР, Калининская обл.). Определение сосущей силы корней проводилось у деревьев 100—110-летнего возраста в сообществах ельников: чернично-осоково-сфагнового, сфагново-черничного, чернично-кисличного и липнякового.

Сосущая сила корней определялась компенсационным методом (Максимов и Петинов, 1948) с помощью рефрактометра РЛУ. Вследствие значительных колебаний температуры растворов сахарозы необходима точная ее регистрация. Для этой цели нами использовался микроэлектротермометр ЭТРМ производства АФНИИ МСХ СССР.

Наряду с рефрактометрическим методом для измерения сосущей силы неотрезанных корешков использовался также метод струек (Шардаков, 1938). Сравнение показало, что метод струек более трудоемкий и менее удобный при работе с корешками. К тому же наблюдаемые различия температуры контрольных и опытных растворов в полевых условиях существенно снижают точность этого метода. Поэтому использование рефрактометрического метода оказалось более оправданным.

Естественно, что для получения данных, достаточно полно характеризующих древостой, необходимо отбирать корешки от большого количества деревьев. Поэтому отбор проб корней следует производить в различных частях фитоценоза, по-возможности удаленных друг от друга.

Определение сосущей силы проводилось на корневых мочках. Они откапывались и с помощью кисточек, пинцетов, препаровальных игл, быстро очищались от почвы. Следует помнить, что корневые мочки (особенно активные сосущие окончания) не должны повреждаться механически и подсыхать.

Необходимо отбирать такие мочки корней, которые имеют большое количество физиологически активных сосущих окончаний. Отпрепарированные корневые мочки с помощью пипетки и стеклянной палочки осторожно помещаются в центрифужные пробирки с растворами сахарозы разной концентрации. В каждую пробирку помещается отдельная корневая мочка. Очень важно, чтобы раствор был как можно полнее заполнен корешками, для чего допускается небольшое сжатие их, но исключающее повреждение мочек. Это позволяет более четко установить различие концентраций раствора до и после экспозиции в нем сосущих окончаний. Количество используемого раствора сахарозы в пробирке зависит от величины корневых мочек. Для ели наиболее подходящим оказался объем раствора около 2 мл. Помещенная в пробирку корневая мочка с помощью пипетки тщательно ополаскивается раствором сахарозы. Затем этой же пипеткой берется проба раствора, концентрация которого считается исходной. как предлагает И. Славикова (Slavikova, 1963). Это

позволяет учитывать как осмотическую активность почвенных частиц, так и возможное наличие влаги на поверхности корешков. Во избежание подсыхания и выливания раствора, попадания в него почвенных частиц пробирка осторожно, по плотно закрывается небольшим диском пластилина. Этот простой прием дает возможность фиксировать в удобном положении основание корневой мочки и сохранять ее неотрезанной. Закрытая пластилином пробирка помещается в почву наклонно на место взятых корешков и прикрывается почвой, подстилкой.

Результаты определений показали, что изменения в концентрации растворов сахарозы, где находятся корешки, можно обнаружить уже через 30—40 минут, однако четкие различия наблюдаются при экспозиции в течение 2—4 часов. Перед повторным взятием проб для определения концентрации раствора корешки снова в нем ополаскиваются, раствор с помощью пипетки опять хорошо перемешивается.

Для приготовления шкалы растворов сахарозы необходимо знать диапазоны наиболее часто встречающихся величин сосущей силы корней. Это можно установить предварительными определениями при небольшой повторности, когда концентрации растворов отличаются друг от друга на значительную величину, например на 3—5 атм. На основании полученных данных затем используется уже шкала более дробных растворов. Так, если в период высокой влагообеспеченности крайние значения сосущей силы корней ели не выходят, как правило, за пределы 0.5—4.0 атм., то в особо засушливые периоды максимальные величины могут достигать 20 атм. и более. Естественно, что в первом случае растворы сахарозы могут различаться на 0.4—0.5 атм., во втором — 1.5—2.0 атм. Как показали результаты исследований, наиболее удобно брать 9—10 растворов различных концентраций. Статистический анализ полученных данных показал, что для достижения более высокой точности определений целесообразно увеличить повторность измерений за счет снижения числа используемых концентраций. Естественно, что количество повторностей будет определяться степенью варьирования величин сосущей силы и зависить от принятой точности измерений. Точность определений $\pm 10\%$ для эколого-фитоценотических исследований считается вполне достаточной. Такой уровень точности при измерении сосущей силы корней обычно обеспечивается уже 10—12-кратной повторностью, редко — более высокой.

Вследствие большой неоднородности физиологического состояния корневых окончаний часто нельзя обнаружить четкую реакцию корешков на действие растворов сахарозы (табл. 1). Поэтому иногда приходится использовать некоторые условные способы расчета для получения усредненной величины сосущей силы корней в каждой из повторностей. Идеальным является тот случай, когда концентрация раствора после экспозиции в нем корешков не изменилась, причем из растворов более слабой концентрации вода была поглощена корешками, а в более концентрированные — отдана, но такая четкая закономерность наблюдается редко. Учитывая, например, допустимую ошибку измерений рефрактометра, без особых погрешностей можно принять сосущую силу корней в повторностях 2 и 6 (табл. 1) равной концентрации раствора сахарозы 18.08%. Наиболее типичны, пожалуй, варианты, когда сосущая сила корней находится в пределах границ двух соседних концентраций (табл. 1, повторности 3, 5, 11, 12), и сосущую силу принимают равной среднеарифметическому значению этих величин. Однако нередки случаи, когда в одну и ту же повторность попадают корешки, сосущая сила которых значительно отличается друг от друга, причем сосущая сила корневых мочек, помещенных в раствор более слабой концентрации, оказывается ниже, а в более концентрированных растворах — выше исходных концентраций (табл. 1, повторности 1, 8, 9, 10). В этих случаях приходится находить два и более значений, а из них вычислять уже среднюю величину сосущей силы. Так, например, для повторности 8 имеем:

$$\left(\frac{14.11\% + 16.07\%}{2} + \frac{20.27\% + 22.20\%}{2}\right) : 2 = 18.16\%.$$

ТАБЛИЦА 1

Изменение концентрации растворов сахарозы (%) после пребывания в них сосущих корневых окончаний (плюс — увеличение концентрации раствора, минус — уменьшение)

Ельник сфагново-черничный, 25 VIII 1972

Повторность	Концентрация растворов сахарозы, %											Сосущая сила корней	
	8.21	10.10	12.14	14.11	16.07	18.08	20.27	22.20	24.18	26.03	27.90	в процентах раствора сахарозы	в атм.
1	+0.69	+0.47	+0.26	−0.17	−0.17	+0.53	−0.20	−0.24	−0.47	−0.54	−0.35	15.10	13.25
2	+0.39	+0.72	+0.45	+0.42	+0.23	+0.06	−0.33	−0.25	−0.35	−0.36	−0.44	18.08	16.56
3	+0.94	+0.33	+0.64	+0.31	+0.62	+0.17	+0.49	+0.31	−0.39	−0.42	−0.30	23.19	23.14
4	+1.61	+1.27	+0.54	+0.38	+0.25	+0.15	+0.08	−0.36	−0.29	−0.61	−0.48	20.27	19.27
5	+0.71	+1.55	+0.82	+0.91	+0.42	+0.14	+0.26	+0.22	−0.15	−0.27	−0.28	23.19	23.14
6	+0.51	+0.61	+0.70	+0.47	+0.18	−0.03	−0.13	−0.43	−0.32	−0.36	−0.47	18.08	16.56
7	+0.97	+0.50	+0.62	+0.75	+0.58	+0.22	+0.37	+0.34	+0.21	+0.05	−0.60	26.03	27.33
8	+0.55	+0.29	+0.35	−0.21	+0.47	+0.46	+0.24	−0.13	−0.23	−0.31	−0.68	18.16	16.66
9	+0.58	+0.38	−0.14	+0.41	−0.28	+0.33	−0.18	−0.32	−0.54	−0.37	−0.59	15.10	13.25
10	+0.40	+0.44	+0.41	+0.30	−0.35	+0.52	+0.56	+0.33	−0.24	−0.41	−0.44	20.13	19.10
11	+0.84	+1.15	+0.96	+0.53	+0.26	+0.36	+0.16	−0.14	−0.43	−0.35	−0.46	21.23	20.49
12	+1.37	+0.55	+0.89	+0.65	−0.41	+0.43	−0.27	−0.19	−0.21	−0.34	−0.50	17.07	15.37

Полученные величины концентраций растворов сахарозы, соответствующих сосущей силе корней каждой повторности, переводят по таблицам в показатели давления — атмосферы (Гусев, 1960), данные статистически обрабатывают.

Для выяснения различий в величине сосущей силы отрезанных и неотрезанных корней мы провели серию специальных наблюдений. В этих параллельных вариантах использовались корневые мочки с одних и тех же корней, что повышало достоверность полученных результатов (табл. 2). Представленные в табл. 2 данные показывают, что сосущая сила отрезанных корней ниже, чем у неотрезанных, причем при снижении влажности почвы эти различия возрастают (например, 25 VIII 1972).

ТАБЛИЦА 2

Сосущая сила неотрезанных и отрезанных корневых окончаний ели в сообществе ельника сфагново-черничного

Дата	Неотрезанные корневые мочки		Отрезанные корневые мочки		Достоверность различий, t
	сосущая сила, атм.	количество определений	сосущая сила, атм.	количество определений	
7 VIII 1968	3.36±0.24	8	2.24±0.19	8	3.61
25 VII 1970	4.89±0.41	10	3.94±0.34	8	1.79
20 VIII 1968	5.56±0.26	4	4.52±0.37	6	2.26
23 VIII 1968	5.75±0.53	9	4.68±0.35	8	1.70
25 VIII 1972	18.68±1.25	12	13.03±1.52	6	2.87

Статистический анализ полученных данных показывает, что различия эти оказались в основном достоверны (при $t=2.26$ и более). Однако в некоторых случаях для подтверждения достоверности различий принятая нами повторность оказалась недостаточной.

Не случайно, что в литературе встречаются сообщения (Згуровская, 1962), что сосущая сила отрезанных корешков ели, взятых из монолитов во влажный период, иногда оказывается равной нулю. Этот результат, по-видимому, ошибочен вследствие применения несовершенной методики. Используя предлагаемый нами метод, удалось установить, что даже в очень влажные периоды вегетации средние минимальные величины сосущей силы корней ели были равны 0.8—1.3 атм.

Основное значение для влагообеспеченности древостоев имеет, как известно, доступность влаги в слое основного сосредоточения всасывающих корневых окончаний. В связи с этим мы предлагаем давать оценку влагообеспеченности древостоев на основе учета двух важнейших характеристик: распределения по горизонтам сосущих корней и давления почвенной влаги на соответствующей глубине. Такой показатель относительной влагообеспеченности вычисляется как средневзвешенная величина из произведений давления почвенной влаги на запас сосущих корней, выраженный в долях или процентах от их общего запаса (Абражко, 1973). Это позволяет получить достаточно надежные характеристики не только динамики сезонной влагообеспеченности деревьев, но и дать сравнительный анализ изменений этого показателя для древостоев различных типов леса, значительно отличающихся друг от друга как по распределению и запасам сосущих корней, так и по водно-физическим свойствам почв.

Представляет несомненный интерес выяснение закономерностей изменения сосущей силы корней в связи с глубиной их распределения в почве. К сожалению, из-за очень небольших размеров корневых мочек и редкой встречаемости их в нижних горизонтах почвы измерения удается провести лишь на отрезанных корешках. Такие определения совершенно необходимы для выявления общих закономерностей варьирования сосущей силы в связи с анатомо-морфологическими и функциональными особенностями корневых систем, влагообеспеченностью почвы, выявлением водопоглощающей роли сосущих корней разных почвенных горизонтов, особенно в периоды острого дефицита почвенной влаги и т. д. Для взятия корешков с разной глубины выкапываются почвенные ямы (не менее трех), расположенные в разных частях пробной площади.

Учитывая трудоемкость метода, работу по определению сосущей силы корней желательно осуществлять группой исполнителей в количестве 4—5 человек.

Таким образом, предлагаемый метод позволяет проводить измерения сосущей силы на неотрезанных корневых окончаниях непосредственно в полевых условиях, а также избежать некоторых существенных искажений реальных величин этого важного показателя функциональной активности корневых систем.

Принятая точность метода дает возможность проследить сезонную и погодичную динамику сосущей силы корней деревьев фитоценоза в связи с почвенной влагообеспеченностью и другими биогеоценотическими факторами, а также выявить различия этого показателя для древостоев различных типов леса и условий местопроизрастания.

Рассмотренный метод с успехом использовался нами при определении сосущей силы корней *Betula pubescens* и *B. verrucosa*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia* и других видов растений.

ЛИТЕРАТУРА

Абражко В. И. (1968). О сосущей силе корней как показателе напряженности соревнования между деревьями и подростом из-за почвенной влаги. Бот. ж., 53, 2. — Абражко В. И. (1973). Водный режим почв и древостоев. В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов. — Абражко М. А. (1970). О сосущей силе и интенсивности дыхания корней *Picea abies* Karsten в лесах таежной зоны. Бот. ж., 55, 6. — Взнуздаев Н. А. (1969). Соотношение показателей состояния почвенной влаги и водного режима сосны. Лесоведение, 2. — Гусев Н. А. (1960). Некоторые методы исследования водного режима растений. — Давыдова Ю. А. (1969). Соотношение давления почвенной влаги и показателей водного режима древесных пород. Лесоведение, 2. — Згуровская Л. Н. (1962). Анатомо-физиологические особенности активной части корневых систем ели *Picea excelsa* и березы *Betula pubescens* в зависимости от почвенных условий и возраста корней. Тр. Инст. леса и древесины АН СССР, 53. — Максимов Н. А. и Н. С. Петинов. (1948). Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра. ДАН СССР, 62, 4. — Суд-

н и ц ы н И. И. (1958). Влияние функциональных свойств почвенной влаги на интенсивность поглощения ее древесными породами. Почвоведение, 11. — С у д н и ц ы н И. И. и Ю. Л. Ц е л ь н и к е р. (1960). О соотношении давления почвенной влаги и сосущей силы листьев древесных пород. ДАН СССР, 131, 6. — Ц е л ь н и к е р Ю. Л. (1969). Зависимость показателей водного режима древесных пород от давления почвенной влаги. Лесоведение, 2. — Ш а р д а к о в В. С. (1938). Определение сосущей силы растительных тканей методом струек. ИАН СССР, сер. биол., 5—6. — Я к у ш е в Б. И. (1966). Сосущая сила корней растений в культурах сосны. ДАН БССР, 10, 2. — R e h d e r H. (1960). Saugkraftmessungen an *Stachys silvatica* im frischen und welken Zustand. Ber. deutsch. Bot. Gesellsch., 73, 3. — S l a v i k o v a J. (1963). Eine ökologische Methode zur Wurzelsaugkraftmessung. Preslia, 35. — S l a v i k o v a J. (1965). Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor. Preslia, 37. — S l a v i k o v a J. (1966). Wechselseitige Beziehungen der Wurzelsaugkraft bei einigen Komponenten der Eschenphytozönosen. Preslia, 38.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 6 IV 1973.

УДК 58.08 : (086.3)581.48

С. Ф. Пономаренко

К МЕТОДИКЕ ИЗГОТОВЛЕНИЯ МИКРОПРЕПАРАТОВ СУХИХ СЕМЯН

S. F. P O N O M A R E N K O. ON THE METHOD OF MAKING MICROPREPARATIONS OF DRY SEEDS

При количественно-анатомическом изучении растений, все шире применяемом сейчас в целях таксономической диагностики, необходимо иметь микропрепараты высокого качества. Методика изготовления временных и постоянных препаратов вегетативных органов и частей цветка разработана вполне удовлетворительно. Однако при сравнительном изучении структуры сухих семян мы столкнулись с трудностями при изготовлении микропрепаратов. Наше внимание привлекли виды и сорта родов *Phaseolus* L. и *Arachis* L., произрастающие в разных экологических условиях. Многие исследователи (Александров, Александрова, 1935; Редькина, 1966, и др.), занимавшиеся изучением структуры кожуры и семядолей семян, при изготовлении микропрепаратов использовали предварительно намоченные семена. Однако, как показали наши исследования, при намачивании структура кожуры и семядолей отчасти видоизменяется (происходит изменение толщины некоторых тканей), отчасти деформируется. Причем эти изменения неодинаковы даже у семян растений одного вида, но произрастающих в разных участках ареала.

При изготовлении срезов кожуры и семядолей сухих семян бритвой от руки мы не получили удовлетворительных результатов вследствие значительной их твердости и непрочности — на толстых срезах не видны важные элементы структуры, тонкие же рассыпаются. Не удалось изготовить достаточно тонкие срезы и при помощи микротома, поскольку семена, пропитанные парафином или целлоидином по общепринятой методике (Прозина, 1960), при резке выпадали из блоков.

Указанные обстоятельства побудили нас искать пути к модернизации существующей методики. Сухие семена следует заливать только в целлоидин. Нами была изменена схема проводки: спирт 96° — 1 сутки, спирт 100° I — 1 сутки, спирт 100° II — 1 сутки, спирт 100°+эфир (1 : 1) I — 1 сутки, спирт 100°+эфир (1 : 1) II — 1 сутки, целлоидин 2% — 4 недели и более, целлоидин 4% — 2 недели и более, целлоидин 6% — 2 недели, целлоидин 8% — 2 недели.

Перед проводкой необходимо нарушить целостность кожуры семян в нескольких местах. Для этой цели лучше всего использовать скальпель

или препаровальную иглу. Техника изготовления целлоидина и блоков общепринятая.

Применяя такую методику, нам удалось получить микротомные срезы кожуры, рубчика, семяшовного выроста, семядолей сухих семян толщиной в 15—20 мкм и изготовить микропрепараты высокого качества (таблица, см. вклейку).

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с а н д р о в В. Г., О. Г. А л е к с а н д р о в а. (1936). Анатомия цветка, плода и семени горохов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. III, 9. — П р о з и н а М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Р е д ь к и н а З. В. (1966). Анатомические особенности семян гороха. Селекц. и семеновод., 4. — Ф и р с о в а М. К. (1969). Семенной контроль.

Университет дружбы народов
им. Патриса Лумумбы,
Москва.

Получено 26 III 1973.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.662 (68)

В. П. Бочанцев

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *SALSOLA* L. ИЗ ЮЖНОЙ И ЮГО-ЗАПАДНОЙ АФРИКИ, 3[1]

V. P. BOTSCHANTZEV. NEW SPECIES OF THE GENUS *SALSOLA* L. FROM SOUTH AND SOUTH-WEST AFRICA, 3

Salsola adisca Botsch. sp. nov. — Frutex ca 50 cm altus, ramis, foliis floribusque oppositis, rarius oblique oppositis. Rami juveniles pilis squarrosis rectis levibus sat longis sparse obtecti. Folia caulina squamiformia, 2.3 mm longa, 1.7 mm lata, elliptica, basi gibbosa, pilis appressis rectis levibus brevibus sparse tecta, dein pro more glabra. Flores in inflorescentiis spiciformibus brevibus gemma terminatis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia squamiformia, 1.5—3 mm longa, 1.4—1.5 mm lata, florum inferiorum bracteolis aequilonga, superiorum eis breviora, elliptica vel semirotunda, basi gibbosa, pilis appressis rectis levibus brevibus sparse tecta, dein plerumque blabra, a lateribus paleacea, frutificatione spongioso-carnosa. Bracteolae squamiformes, 1.8—2.3 mm longae, 1—1.2 mm latae, florum inferiorum perianthio aequilongae, superiorum eo breviores, ellipticae, pilis appressis rectis levibus brevibus sparse obsitae, dein plerumque glabrae, fructificatione spongioso-carnosae. Perianthii phylla 5, ca 3 mm longa, pilis semiappressis rectis levibus sat longis dense tecta, fructificatione exalata. Stamina 5, filamentis linearibus planis, basibus subdilatatis inter se connatis, disco hypogyno nullo; antherae 1.3 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.4 mm latae, ad medium partitae. Stigmata subulata, levia, stylo aequilonga. Semina verticalia.

T y p u s: South Africa. Kimberley, IX 1934, fl. et fr., sine collectore (K).

A *S. exalata* Botsch. foliis floralibus bracteolisque fructificatione spongioso-carnosis, foliis floralibus florum inferiorum bracteolis aequilongis, omnibus bracteolis ellipticis, florum inferiorum perianthio aequilongis, filamentis basi inter se connatis, disco hypogyno nullo differt.

D i s t r i b u t i o: Africa Australis.

Salsola aellenii Botsch. sp. nov. — Frutex 30—60 cm altus, ramis, foliis floribusque oppositis, rarius oblique oppositis. Rami juveniles pilis squarrosis rectis levibus sat longis sparse tecti. Folia caulina squamiformia, 2—2.2 mm longa, 1.2 mm lata, ovata, basi gibbosa, glabra vel pilis appressis rectis levibus brevibus sparse obtecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus brevibus gemma terminatis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia squamiformia, 1.5—2.7 mm longa, 1.5 mm lata, florum inferiorum bracteolis aequilonga, superiorum autem eis breviora, late ovata, basi gibbosa, glabra vel pilis appressis rectis levibus brevibus sparse obsita, a lateribus paleacea, fructificatione spongioso-carnosa. Bracteolae squamiformes, 1.7—2.7 mm longae, 1.2 mm latae, perianthio breviores, ellipticae, glabrae vel pilis appressis rectis levibus brevibus sparse tectae, a lateribus paleaceae, fructificatione spongioso-carnosae. Perianthii phylla 5, 2.5—3.2 mm longa, pilis semiappressis rectis levibus sat longis dense vestita, fructificatione exalata. Stamina 5, filamentis linearibus planis exatra discum hypogynum affixis; antherae 1.5 mm longae (appendice obtusa 0.05 mm longa), 0.4 mm latae, ad medium partitae; discus hypogynus patellaris, lobis vix evolutis. Stigmata subulata levia, stylo aequilonga. Semina verticalia.

T y p u s: South Africa. Prov. Cape. Dist. Calvinia. Near Brandlei, alt. ca 3000′, 19 XI 1946, № 13 198, fl. et fr. J. P. H. Acocks (LE).

A *S. exalata* Botsch. foliis floralibus bracteolisque fructificatione spongioso-carnosis, foliis floralibus florum inferiorum bracteolis aequilongis necnon bracteolis omnibus ellipticis differt.

D i s t r i b u t i o: Africa Australis et Austro-Occidentalis.

Species in honorem cl. P. Aellen Chenopodiacearum peritissimi brevi abhinc tempore defuncti denominata est.

Salsola minutifolia Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus ca 25 cm altus, ramis, foliis floribusque oppositis. Rami juveniles pilis squarrosis crispis levibus brevibus dense tecti. Folia caulina squamiformia 1.2 mm longa, 1.3 mm lata, renifromia, basi gibbosa, margine ciliata, juvenilia pilis appressis rectis levibus brevibus dense tecta, dein glabra vel semper glabra. Flores in inflorescentiis sriciformibus paucifloris, ramulo florifero interdum supra flores continuato. Folia floralia squamiformia, 0.7 mm longa, 0.9 mm lata, bracteolis breviora, reniformia, basi gibbosa, glabra, a lateribus paleacea et ciliata. Bracteolae squamiformes, 1 mm longae, 0.7 mm latae, perianthio breviores, ellipticae, glabrae, a lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5, ca 1.5 mm longa, glabra, fructificatione exalata. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis; discus hypogynus patellaris, lobis incrassatis. Stigmata subulata, levia, stylo aequilonga. Semina verticalia.

T y p u s: South Africa. Regio Cape. Outskirts of Fraserburg on the eastern side, alt. 1260 m, 10 IV 1971, № 53, fr. L. A. Coetzer (K).

A *S. exalata* Botsch. foliis floralibus reniformibus minoribus, bracteolis ellipticis minoribus, inflorescentia pauciflora, floribus glabris brevioribus necnon ramulis floriferis supra flores continuatis differt.

D i s t r i b u t i o: Africa Australis.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 26 X 1973.

[1] См.: 1. «Ботанический журнал», 1973, 58, 6 : 815—833; 2. «Ботанический журнал», 1974, 59, 1 : 38—42.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.527.7 : 582.886 (47)

М. И. Котов

НОВЫЕ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ *OENOTHERA* L. ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

M. I. KOTOV. NEW ADVENTIVE *OENOTHERA* L. SPECIES OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

В статье приводится 5 видов энотер, из них 3 вида указываются впервые для европейской части СССР — *Oe. parviflora* L., *Oe. strigosa* (Rydb.) Mackenzie и *Oe. ammophila* Focke. Во «Флоре СССР» (1949), «Флоре УРСР» (1965) и «Flora Europaea» (1968) для европейской части СССР приводится всего 1 вид энотеры — *Oenothera biennis* L. (*Onagra biennis* Scop.). Гутте и Ростанский (Gutte u. Rostanski, 1971) указывают для европейской части СССР еще один вид — *Oe. rubricaulis* Klebahn без указания местонахождений.

В Западной Европе дикорастущие американские виды энотер появились уже давно — *Oe. biennis* L. в 1614 г. В позднейших работах для флоры Европы приводится 13 видов энотер (Raven, 1968); для Саксонии — 20 видов (Gutte u. Rostanski, 1971), из них 1 вид *Oe. hoelscheri* Renner является гибридом *Oe. strigosa* (Rydb.) Mackenzie × *Oe. biennis* L.; для Польши указывается 12 видов (Tačik, 1959), для Венгрии — 6 видов (Soó, 1966) и для Румынии — 2 вида (Morariu, 1957).

Ввиду того, что адвентивные виды у нас не различались, приводим ключ для их определения.

1. Верхушки чашелистиков в бутонах прижаты одна к другой. Соцветие прямое . . . . 2.
+ Верхушки чашелистиков в бутонах расходятся. Соцветие ±поникающее при цветении . . . . 4.
2. Растения сероватоопушенные. Завязь и молодые плоды густо щетинистые . . . . 3. *Oe. strigosa.*
+ Растения зеленые или голубовато-зеленые. Завязь и молодые плоды железистые или мелкощетинистые . . . . 3.
3. Стебли и завязи без красных пятен. Жилки у листьев красноватые. . . . . 1. *Oe. biennis.*
+ Стебли и завязи с красными пятнами. Верхушка соцветия красноватая . . . . 2. *Oe. rubricaulis.*
4 (1). Листья белоопушенные. Молодые плоды с красными полосками . . . . 5. *Oe. ammophila.*
+ Листья почти голые. Плоды без красных полосок.. 4. *Oe. parviflora.*

Приводим краткие замечания о географическом распространении отдельных видов энотер и сведения о местах нахождения в СССР:

1. *Oe. biennis* L., 1753, Sp. pl., ed. 1 : 346.

В европейской части СССР обычно, кроме северных и южных районов, в Крыму известно только в окр. Симферополя.

2. *Oe. rubricaulis* Klebahn, 1914, Jahrb. Hamb. Wiss. Anst. 3, Beih. 3 : 23.

Это североамериканское растение известно из Скандинавии, Польши, Чехословакии, Австрии, Германии, Франции и Венгрии. Экземпляры в гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (Киев) этого растения имеются из следующих мест: Украинская ССР, Закарпатская обл., Мукачево, склон к р. Латорице, цв. и пл. 8 IV 1947, Г. И. Билык. — Львовская обл., Яворовский р-н, пески у с. Вулька Розновска, цв. 8 VIII 1940, Н. И. Косец. — Волынская обл., Киверцовский р-н, Киверцовское лесничество, на песках в бору, цв. 17 IV 1949, А. И. Барбарич. — Киевская обл., Киево-Святошинский р-н, Беличи, на песках в субори, цв. 16 VI 1947, П. И. Гержедович; Дымерский р-н, с. Ясногородка, цв. 22 VI 1951, А. И. Барбарич; Богуславский р-н, с. Москаленко, в канаве, цв. 31 VI 1937, С. Барбаненко. — Черниговская обл., Понорницкий р-н, с. Блистова, цв. 29 VI 1966, М. И. Котов и О. П. Мринский. — Белорусская ССР, Минская обл., Мозырский р-н, Кустовицы, цв. 16 IV 1898, И. А. Абрамович.

Экземпляры в гербарии Ботанического института АН СССР (Ленинград): Ленинградская обл., Ямбургский у., на холмистом лугу у с. Ольхово, цв. 7 VII 1921, Т. Пояркова; Псковская обл., ст. Пустошка, край железнодорожного полотна, цв. и пл. 23 VII 1969, Ю. Д. Гусев. — Псковская губ. и у., цв. 1912 г., В. Констадиус. — Белорусская ССР: окр. Минска, ст. Крыжовка, цв. 20 VII 1958, Н. Цетторман, Н. Козловская, Л. Вяжевич; Мозырь на Ксендовке, на поле, цв. 28 VI 1901, Е. И. Бордзеловский; Мозырский окр., окрестн. Боков, паровое поле, цв. 30 VI 1928, М. Пряхин; Брест-Литовск, цв. 13 IV 1893, С. И. Коржинский. — УССР. Киевская губ., Лелев, на песках, цв. 18 VI 1893, Останков.

3. *Oe. strigosa* (Rydb.) Mackenzie, 1902 in Busch, Man. Fl. Jackson Co Missouri: 139.

Впервые указывается для СССР. Это растение умеренной зоны Северной Америки до сих пор известно было из Скандинавии, Англии, Германии (в довоенных границах), Австрии, Польши и Венгрии. В Гербарии Института ботаники АН УССР имеются сборы из Донецкой обл.: Белосарайская коса, литоральные пески, бут. 4 VI 1927, С. А. Постригань; Волноваxский р-н, с. Игнатьевка, левый берег р. Дубовки, по берегу канавы с водой, пл. 9 VII 1939, Н. Осадча. Также имеются сборы из Польши: Варшава, с. Черняков, мокрые песчаные места, на дне промоин, цв, и пл. 15 VII 1939, П. Чижевский определил растение; как *Oe. muricata* L.

В гербарии Ботанического института АН СССР имеются сборы: Пензенская губ., Городищенский у., пойма р. Уранки, вблизи впадения в р. Суру, на песке, Е. К. Штукенберг; Труево-Шкудино, И. И. Спрыгин. — Оренбургский окр., с. Новокурси у р. Уржожи, цв. 21 VII 1929, В. Гребнер. — БССР: Могилевская губ., пл. 14 IX 1861, Траутфеттер. Гибрид *Oe. strigosa* (Rydb.) Mackenzie × *Oe. biennis* L. (*Oe. hoelscheri* Renner ex Rostanski).

В гербарии Института ботаники АН УССР имеются сборы: УССР, Киев, Конча-Заспа, цв. 20 VII 1956, В. Н. Сенченко.

В гербарии Ботанического института имеются сборы: окр. Тамбова, цв. и пл. 1924 г., Я. Я. Васильев.— Курская губ., Щигровский у., паровое поле, на песке, цв. VIII 1897, С. Г. Григорьев. — УССР, Херсон, на Б. Потемкинском острове, цв. 8 VII 1906, И. К. Пачоский.

4. *Oe. parviflora* L., 1759, Syst. nat., ed. 10, 2 : 998.

Это североамериканское растение известно из Германии (в довоенных границах), Польши, Франции и Чехословакии (Братислава). В 1850 г. оно разводилось в Харьковском ботаническом саду В. М. Черняевым (имеются его сборы в Киеве в гербарии Института ботаники АН УССР). Впервые в УССР дикорастущим это растение найдено мною в Закарпат-

ской обл.; Ужгородский р-н, с. Невицкое, сорное у дороги, цв. и пл. 8 IX 1972. Собранные нами растения ничем не отличаются от изданных во «Flora silesiaca exsiccata», № 287. Silesia Inferior Walbrsych, in aceris ad fodinem carbonis, M. Torcz, flor. 10 VII 1953, fruct. 10 IX 1959, leg. K. Rostanski, а также от растений, собранных в Канаде: Quebec, New Carlisle, Comte Bonaventure, Groupement sec sur rocher riparien 26 VII 1963, leg. v. Gerardin, M. Grandtner, G. Lamieux, L. Rousseau.

5. *Oe. ammophila* Focke, 1905, Abh. Nat. Ver. Bremen, 18 : 182.

Это американское растение известно из Дании, Голландии, Франции, Германии (в довоенных границах), Чехословакии. В Гербарии Ботанического института АН СССР имеются сборы: Киевская губ., Радомышский у., около Чернобыля, на лугах, пл. 15 X 1853, А. Рогович. Позднее никто это растение в УССР не находил.

ЛИТЕРАТУРА

Д о б р о ч а е в а Д. Н. (1955). Родина онагрові — *Onagraceae*, Флора УРСР, VII. — Д о б р о ч а е в а Д. Н. (1965). Визначник рослин України. — Ш т е й н б е р г Е. И. (1949). Флора СССР, XV. — G u t t e P. u. K. R o s t a n s k i. (1971). Die *Oenothera*-Arten Sachsens. Ber. Arbeitsgem. Sächs. Bot., 9. — K a p p u s A. (1957). Wilde Oenotheren in Süd-Westdeutschland. Z. induktive Abstammung und Vererbungslehre, 88. — L i n d e r R. (1957). Les *Oenothera* récemment reconnus en France, 104. — M o r a r i u I. (1957). Flora Republicii Populare Romîne, V. — R a v e n R. H. (1968). *Oenothera*. Flora Europaea, 2. — R e n n e r O. (1950). Europaische wildarten von *Oenothera*, II. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 63. — R o s t a n s k i K. (1966). Die Arten der Gattung *Oenothera* in Ungarn. Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae, 12, 3—4. — S c h o l z H. (1956). Die *Oenothera* Arten in Berlin und Umgebung. Wiss. Pädag. Hochschule Potsdam, Math.-Nat., 2, 11, 2. — S o ó Rezsö. (1966). A magyar flóra és vegetácio rendszertaninövenyföldrajzi kézikövye, II. Akademiai Kiadó, Budapest. — T a c i k T. (1959). Flora Polska, VIII. — W e r n e r Otto Hans. (1971). Nachtrag zur Bearbeitung der Nachtkerren (*Oenothera* L.) der Oberlausitz. Abh. u. Ber. Naturkundens Görlitz, 46, 18.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного
Академии наук Украинской ССР,
г. Киев.

Получено 20 VII 1973.

УДК 581.9 (571.55)

Б. И. Дулепова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЧИТИНСКОЙ ОБЛАСТИ

B. I. DULEPOVA. FLORISTIC FINDS IN CHITA DISTRICT

В 1968 — 72 гг. мы проводили геоботанические исследования в долине среднего течения р. Ингоды и ее притоков: Читы, Оленгуя и Кручины. Был обследован также небольшой участок долины р. Шилки между поселками Большие Боты и Шилкинский завод Сретенского района. Были найдены следующие интересные виды.

1. *Glyceria leptorhiza* (Maxim.) Kom. Новый для Читинской области вид. Собран на илистой отмели небольшого островка р. Шилки в месте впадения в нее речки Чалбучинки. Образует по берегу реки две формы: водную и наземную. Водная форма исключительно вегетативная, она встречается на глубине 15—30 см, где образует небольшие прибрежные коврики из наплывающих вегетативных побегов. Наземная форма образует генеративные побеги. Она встречается в гигро- и мезозоне отмели в составе пионерного злаково-разнотравного сообщества с преобладанием *Polygonum tomentosum*, *Eragrostis pilosa*, *Heleocharis acicularis*. В составе этого сообщества встречены также редкие у нас виды череды: *Bidens pinnatifidus* Turcz. (*B. maximoviczіana* Oett.) и *B. limosus* Kom. (*B. pseudocernuus* Ganesch.).

2. *Senecio dubius* Ledeb. (*S. vulgaris* L. var. *dubia* Trautv.). Очень редкий в Читинской области вид крестовника. Найден на песчано-галечном пляже р. Шилки.

3. *Potamogeton natans* L. Вид, обычный для многих районов Советского Союза, в Читинской области встречается крайне редко. Найден нами только в двух местах: Карповские озера близ г. Читы и оз. Переходное, в долине р. Оленгуй. Ограниченное у нас расселение этого вида связано, на наш взгляд, с широким распространением в Восточном Забайкалье жестких вод, которые рдест плавающий избегает.

4. *Pedicularis tristis* L. Высокогорный вид, для Читинской области не приводился. Найден В. И. Радыгиной в долинном сыром листвяге р. Читы в окрестностях с. Бургень. На этом же отрезке долины реки, но уже в ее пойме, встречены куртины *Astragalus alpinus* L., а всего в нескольких десятках метров от них по сухим галечниковым отложениям центральной поймы — пятнистые заросли *Ephedra monosperma* C. A. M.

Такое близкое соседство видов, резко отличающихся по своей экологии — один из примеров пестроты и контрастности растительного покрова долины р. Читы в ее среднем течении. Поэтому находка высокогорного вида мытника в пределах лесостепного пояса представляется нам хотя и довольно любопытной, но вполне объяснимой.

5. *Melandrium triste* (Bunge) Fenzl. Тоже высокогорный вид, мы встретили его в составе растений сырого разнотравно-осокового луга, занимающего притеррасье нижней части долины одного из мелких притоков р. Читы в окрестностях пос. Смоленка. В связи с близким залеганием многолетней мерзлоты и поздним оттаиванием крупной наледи на этом участке создаются условия, приближающиеся к луго-тундре высокогорного подгольцового пояса. Не случайно вместе с *Melandrium* здесь были встречены и другие высокогорные виды: *Carex halleri* Gunn., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *C. karoi* Freyn, *Rhodiola rosea* L.

6. *Chrysosplenium peltatum* Turcz. Высокогорный вид, собранный, как и предыдущие, в пределах лесостепного пояса: притеррасная пойма р. Шилки, по берегу ключа. Здесь же в притеррасном ольховнике найден *Epilobium fischerianum* Hausskn.

7. *Limosella aquatica* L. Вид, приводившийся для Даурии без указания на конкретные места произрастания. Встречен нами во многих местах поймы р. Ингоды, Читы и Оленгуя на песчаных и песчано-галечных пляжах. Часто просматривается из-за ничтожных размеров и очень короткого, эфемерного развития.

8. *Impatiens noli-tangere* L. Относительно редкий у нас вид. Собран в сыром притеррасном ольховнике в двух пунктах: пойма р. Ингоды у ст. Кручина и пойма р. Шилки у с. Большие Боты.

9. *Orobanche pycnostachya* Hance. (*O. macrolepis* Turcz.). Маньчжурский вид. Для центральных районов Читинской области не приводился. Найден в сосновом лесу в окрестностях г. Читы. Паразит на корнях *Artemisia commutata* Bess.

10. *Mentha haplocalyx* Brig. Приводится для Даурии во «Флоре СССР» (1954) и «Флоре Западной Сибири» (1964) без указания местонахождений. М. Г. Попов во «Флоре Средней Сибири» (1959) указывал лишь на возможность находок этого вида в нашей области. Собран нами по берегу озерка в пойме р. Шилки. Мята является здесь доминантом и кондоминантом прибрежных сообществ, принимающих самое активное участие в зарастании водоема. В составе этих сообществ отмечен также довольно редкий у нас вид щавеля — *Rumex crispus* L. var. *nudivalvis* Meisn.

11. *Artemisia beidemaniae* Leonova. Собран в двух пунктах: разнотравно-злаковая степь в долине р. Читы у с. Угдан и песчано-галечная коса по берегу небольшого озерка вблизи пос. Преображенка. Наши сборы дают дополнительные сведения по ареалу этого недавно описанного вида полыни (Леонова, 1969).

Гербарные образцы всех указанных видов хранятся на кафедре ботаники Читинского пединститута. Кроме того, многие виды представлены

в гербарии им. М. Г. Попова Вост.-Сиб. филиала СО АН СССР и некоторые (манник) в гербарии Бот. инст. АН СССР.

Автор выражает благодарность Г. А. Пешковой, определившей видовую принадлежность манника, селезеночника и полыни.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И., Л. И. Иванина, О. В. Чернева. (1970). Растения Центральной Азии, 5. — Леонова Т. Г. (1969). Новые виды рода *Artemisia* L. флоры СССР. Новости систематики высших растений, 6. — Попов М. Г. (1959). Флора Средней Сибири, 2. — Сергиевская Л. П. (1964). Флора Западной Сибири, 12, 2. — Сергиевская Л. П. (1966, 1969). Флора Забайкалья, 1 и 2. — Флора СССР. (1954, 1961). XXI и XXVI.

Получено 9 XI 1972.

УДК 633.16 (571.61)

А. П. Нечаев

HORDEUM JUBATUM L. В ПРЕДЕЛАХ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

A. P. NECHAEV. *HORDEUM JUBATUM* L. WITHIN THE LOWER AMUR REGION

Впервые приводится история проникновения и распространения, отдельные черты биологии и экологии, тип дисперсии в естественных и антропогенных условиях ячменя гривастого в пределах Приамурья. Дается описание ранее неизвестного типа дисперсии — псевдоанемохории по асфальтированной поверхности.

В Советском Союзе *Hordeum jubatum* L. отмечался в естественных условиях группами или одиночными экземплярами в пределах восточного сектора Арктики, в низовьях рр. Оленека, Лены, Колымы, Анадыря и др., на побережье Чаунской губы (Арктическая флора СССР, 1964), в центральных и северных районах Якутской АССР (Комаров, 1926; Караваев, 1958) и как адвентивное растение в отдельных районах европейской части СССР (Станков, Талиев, 1957; Маевский, 1964; Новоженин, 1971).

За пределами нашей страны ячмень гривастый известен в составе рудеральной растительности на обширной территории Центральной Европы: в ГДР и ФРГ, Франции, Бельгии, Голландии и др. В природных и антропогенных условиях распространен почти по всей территории Северной Америки, от побережья Аляски на востоке до п-ова Лабрадор на западе, от арктического побережья на севере, до границы с Мексикой на юге, обитает в южной части тундры, в лесотундре, в прериях бассейна р. Миссисипи, на каменистых субстратах подножья Скалистых гор, в поймах рек, как адвентивное растение по обочинам дорожных магистралей, внутри и вблизи населенных пунктов (Флора СССР, 1934; Арктическая флора СССР, 1964; Hultén, 1968).

На юге Дальнего Востока *Hordeum jubatum* L. впервые отмечался в 1913 г. в составе рудеральной флоры в окрестностях гг. Владивостока и Никольск-Уссурийска, попадаясь изредка на обочинах шоссейных дорог, на окраинах поселков, вокруг деревянных сооружений (Комаров, 1917). Отсюда злак проник далее к северу и в 1930 г. указывался для окрестностей г. Имана (Шишкин, 1936). В основных сводках по флоре юга Дальнего Востока этот ячмень отмечался: для Уссурийского района флоры (Флора СССР, 1934), для Хасанского района Приморского края (Воробьев и др., 1966) или для всего Приморья (Ворошилов, 1966). В настоящее время в Приморском крае этот злак в виде обширных зарослей занимает территории пустырей, растет по краям дорог, вокруг строек.

На территорию Нижнего Приамурья, согласно нашим исследованиям, ячмень гривастый проник лишь в послевоенный период, в начале 50-х годов; сперва встречался единично на окраинах и в скверах г. Хабаровска, позднее в Комсомольске-на-Амуре (Нечаев, 1961), в основном на обочинах шоссейных дорог с твердым покрытием, в скверах и на бульварах, по краям асфальтированных улиц, тротуаров и городских площадей.

Этот злак заселяет, как правило, свежие выбросы земли после проведения нового или ремонта старого участка дороги, еще не занятые другими адвентивными растениями. Отдельные участки по краям магистралей злак занимает подряд несколько лет. С повышением увлажнения участка и плодородия почвы он не выдерживает конкуренции с другими адвентивными растениями, редеет и быстро исчезает.

В Нижнем Приамурье ячмень гривастый — многолетник с густой мочковатой корневой системой. Стебли 40.0—50.0 (60.0) см выс., в начале лета почти прямостоячие, позднее наклоненные, к концу вегетации поникающие и даже лежачие, голые, гладкие. Листья 2.0—3.0 (3.5) мм шир., всегда длиннее стебля, светло-зеленые, узколинейные, плоские, шероховатые, к осени — сизоватые, с едва заметным язычком и влагалищем, плотно облегающим стебель.

Колосья 10.0—12.0 (14.0) см дл., с направленными под острым углом вверх густыми остями, не созревшие — матовые, зеленоватые, с фиолетовыми или красноватыми остями, по созревании — блестящие, бледно-желтые. Колоски одноцветковые, скучены по три на выступе оси колоса, средний сидячий, с развитым цветком, остальные два боковые на ножках, с редуцированными цветками. Колосковые чешуи увенчаны прямыми, твердыми, на верхушке пильчатыми, волосовидными остями 7.0—9.0 (10.0) см дл. По созревании зерновок упругие ости принимают перпендикулярное оси колоса направление. Вегетативное размножение отсутствует, высокая семенная продуктивность достигается формированием многочисленных колосьев, быстрым созреванием зерновок на протяжении вегетационного периода, часто вторичным цветением и плодоношением.

По типу дисперсии (Pijl, 1969) этот злак относится к монохорам, его зачатки рассеиваются только посредством псевдоанемохории (Левина, 1957). Осуществление дисперсии этого типа зависит от строения поверхности субстрата. От колоса, поникшего с созревшими зерновками, друг за другом постепенно отрываются ветром отдельные части, каждая с несколькими колосками. На поверхности почвы обломки колоса с растопыренными по окружности остями засыхают, приобретая шаровидную форму. Такой щетинистый шар опирается на твердую поверхность острыми верхушками многочисленных остей и при малейшем порыве ветра легко перекатывается в любую сторону («Перекати-поле»). Для успешного передвижения шара необходима плотная поверхность субстрата, лишенная неровностей.

На коренных местообитаниях тундры и лесотундры шаровидные обломки колоса порывами ветра перебрасываются по редкотравным солончаковым лугам (Караваев, 1958), по уплотненной сухой почти ровной поверхности песчано-илистых отложений, появившихся после спада уровня воды в реке. По свободной от трав поверхности ветер перекатывает шаровидной формы обломки колосьев на 50—80 (120) м от материнских растений. Порывы ветра забрасывают скопления зерновок на прилегающие склоны, на поперечные направлению ветра понижения, в заросли кустарников. Чем гуще торчат волосовидные ости, тем выше парусность и скорость перекатывания ветром.

На неровной, рыхлой или комковатой поверхности субстрата даже в периоды сильных ветров шаровидные обломки не могут перекатываться и распространяться. Зазубренные ости цепляются за неровности и задерживаются, перекатывание прекращается. Если остистый обломок колоса забрасывается порывом ветра на луга, то повисает на стеблях и листьях растений, зерновки засыхают на воздухе и теряют всхожесть.

Для успешного распространения обломков колоса необходима ровная, гладкая и плотная, лишенная растительности поверхность.

В пределах Нижнего Приамурья ячмень гривастый появился как адвентивный вид и занял в составе рудеральной растительности свободную нишу — не заселенные растениями обочины дорог. Его появление во всех вторичных районах распространения совпало с появлением плотной и ровной антропогенной поверхности. Это участки территории с твердым покрытием: шоссейные магистрали, городские улицы, тротуары, площади и т. д., покрытые асфальтом, бетоном, гудроном или другим плотным и ровным искусственным материалом. В антропогенных условиях это идеальная для осуществления псевдоанемохории поверхность. На ровном, всегда твердом, никогда не занятом травами асфальте шаровидные обломки колоса свободно и часто с мгновенной скоростью перекатываются под воздействием порывов ветра.

После преодоления на отрезке дорожной магистрали, улицы, или тротуара часто довольно большого расстояния, порывы бокового ветра прижимают обломки колоса к кромке и перебрасывают с асфальта на ближайшую обочину. Попав на свежие выбросы земли, в ложбины, кюветы, не занятые другими рудеральными травами, шаровидные обломки колоса зазубренными остями колосков цепляются за мельчайшие неровности грунта и закрепляются. С повышением к вечеру влажности воздуха гигроскопические ости впитывают влагу, теряют упругость, и обломок прижимается к земле. С этого момента зерновки контактируют с поверхностью субстрата, получают необходимую для развития влагу. Позднее семена прорастают и дают всходы. По обе стороны асфальтированной поверхности заросли злака создают полосы 10.0—15.0 (20.0) м шир., отсутствуя за пределами обочины дорог с твердым покрытием.

Начало миграции ячменя гривастого в пределах Нижнего Приамурья в послевоенный период последовало за широким строительством асфальтированных магистралей между населенными пунктами, вокруг и внутри городов. На протяжении последних двух десятков лет ячмень преодолел расстояние около 600 км, проникнув с юга из Приморья на север через районы: Бикинский, Вяземский, имени Лазо до г. Хабаровска. Дальнейшее продвижение адвентивного ячменя на север сейчас задерживается из-за отсутствия дорог с твердым покрытием. В случае строительства асфальтированного шоссе Хабаровск—Комсомольск злак достигнет крайнего северного пункта массового распространения — г. Комсомольск-на-Амуре. Массовое проникновение его вниз по долине Амура и через хребты Сихотэ-Алиня к побережью Татарского пролива сразу же возобновится в случае сооружения асфальтированных шоссе в стороны гг. Николаевска-на-Амуре и Советской Гавани. Отдельные особи злака в последние годы уже отмечались нами в некоторых населенных пунктах Нижнего Приамурья и даже в скверах улиц Николаевска-на-Амуре.

В естественных условиях ячмень распространяется при наличии природной уплотненной поверхности. Асфальтированное шоссе соответствует естественному типу распространения этого злака. В качестве адвентивного растения ячмень гривастый превратился в спутника асфальтированных поверхностей.

На открытых, свежих, не занятых другими растениями отдельных участках территории за пределами дорожных обочин злак занимает по обе стороны магистрали полосы 50—100 (500) м шир. Расселение происходит с помощью таких же обломков колосьев с зерновками, отбрасываемых порывами ветра без перекатывания на расстояние 2—5 (10) м от материнских растений. В таких условиях ячмень распространяется быстро, последовательно и надолго захватывая все новые участки территории, вытесняя другие рудеральные и луговые растения, более требовательные к плодородию почвы и к влаге.

Так ячмень гривастый, аборигенный злак обширных приполярных стран, распространился на тысячи километров к югу, где превратился в адвентивное растение. С созданием густой сети усовершенствованных

дорожных магистралей этот злак за последние 50 лет завоевал обширные пространства далеко к югу от естественного ареала.

Ячмень гривастый, как и некоторые другие адвентивные травы, не приносит заметного вреда хозяйственной деятельности человека. Его дерновины не засоряют поля, огороды и другие участки обрабатываемой земли (шаровидные обломки колоса не могут перекатываться на рыхлой обработанной почве). На стеблях и листьях этого растения не отмечалось болезнетворных грибов или появления вредителей из мира насекомых, которые причиняли бы вред сельскохозяйственным культурам. Заросли декоративных дерновин злака с переливающимися на солнце всеми цветами радуги колосьями живописно обрамляют обычно захламленные полосы территории за обочинами дорожных магистралей. Густая корневая система этого злака пронизывает бесплодный, непригодный для других растений субстрат, предохраняя обнаженный грунт от поверхностной эрозии и создавая почву для поселения более требовательных к плодородию луговых растений.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1964). II. Семейство *Gramineae* Juss. — Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Караваев М. Н. (1958). Конспект флоры Якутии. — Комаров В. Л. (1917). Типы растительности Южноуссурийского края. Тр. почв.-бот. экспед. по иссл. колон. районов Аз. России, II, 2. — Комаров В. Л. (1926). Введение в изучение растительности Якутии. Тр. Комисс. по изуч. ЯАССР, 1. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. Бюлл. МОИП, нов. сер., XVII, бот., 2. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Нечаев А. П. (1961). Школьный определитель сорных растений Хабаровского края. — Новоженин Ю. Х. (1971). *Hordeum jubatum* L. в городе Куйбышеве. Бот. ж., 56, 7. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Шишкин И. К. (1936). Сорные растения южной части Дальневосточного края. — Флора СССР. (1934). II. Семейство *Gramineae* Juss. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. — Pijl L. van der. (1969). Principles of dispersal of genus in higher plants.

Хабаровский
педагогический институт.

Получено 15 I 1973.

УДК 581.9 : 582.662 (575.4)

Дж. Курбанов

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ СОЛЯНОК В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ТУРКМЕНИИ

DZH. KURBANOV. NEW HABITATS OF *SALSOLA* IN SOUTH-WEST TURKMENIA

При геоботаническом изучении солянковых пустынь юго-западной Туркмении нами обнаружено несколько интересных солянок. Особый интерес представляет *Salsola tomentosa* (Moq.) Spach, которая была первоначально описана из Ирана. Впоследствии она была найдена в соседних странах и несколько раз описана под другими названиями. Так, во флоре Туркмении (Ильин, 1937) она была приведена как *Salsola tachtadjanii* Iljin и *S. stellulata* Korov.

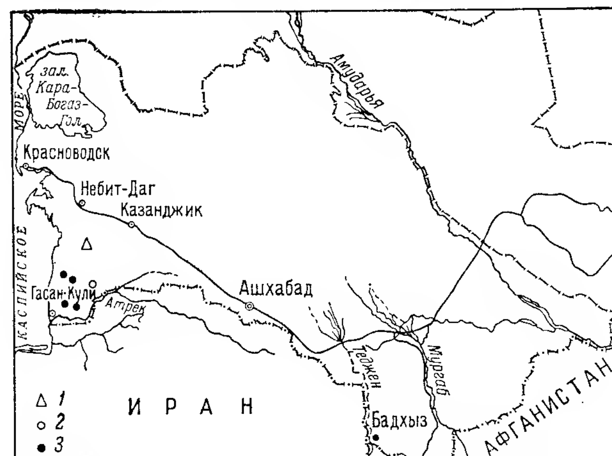
В. П. Бочанцев (1968), учитывая полиморфизм этого растения, подразделил *S. tomentosa* на шесть подвидов. Они произрастают в Иране, Афганистане и СССР (Восточное Закавказье, Копетдаг, Устюрт); в районе наших исследований встречаются два подвида (см. рисунок).

1. *Salsola tomentosa* (Moq.) Spach subsp. *kopetdagensis* Botsch., полукустарничек 20—25 см выс. Цветет в начале и середине июля, плодоносит в августе и сентябре. Собрана нами на равнинной территории юго-

западной Туркмении, на южной окраине урочища Дузлы-Чай, в 1971 г., в 20—25 км к юго-западу от местонахождения, отмеченного в 1952 г. А. Д. Пятаевой. Эта солянка приурочена к третичным меловым и глинистым отложениям.

2. *Salsola tomentosa* (Moq.) Spach subsp. *stellulata* (Korov.) Botsch., маленький полукустарничек 15—20 см выс. Цветет в августе, плодоносит в сентябре. Из-за засушливости лета 1971 года годичный прирост у этой солянки не превышал 6—8 см.

Первоначально эта солянка была описана Е. П. Коровиным в качестве самостоятельного вида, а затем Бочанцевым (1968) понижена в ранге до подвида. Это растение является эндемичным для всего Западного



Местонахождения некоторых солянок юго-западной Туркмении.

1 — *Salsola tomentosa* subsp. *kopetdagensis*; *2* — *S. tomentosa* subsp. *stellulata*; *3* — *Halopeplis pygmaea*.

Копетдага. Собрано нами в 1972 г. на равнинной территории юго-западной Туркмении. Произрастает на гипсоносных солончаково-глинистых почвах.

Halopeplis pygmaea (Pall.) Bunge — однолетнее растение с сочными членистыми листьями до 10 см выс. Цветет с середины до конца июля, плодоношение в августе. Встречается на мокрых солончаках с минерализованными грунтовыми водами. Относится к ирано-туранскому элементу, отмечено для Бадхыза (Флора СССР, 1936).

В юго-западной Туркмении нами собрано в 10 км к северу от пос. Аджияб и вблизи поселков Окарем и Камышлджа (см. рисунок). В направлении с юга на север количество экземпляров *H. pygmaea* уменьшается, следовательно можно предполагать, что это растение проникло в юго-западный Туркменистан из соседних южных стран.

Бедность исследуемого района эндемичными видами солянок связана с относительной молодостью этой территории, которая сравнительно недавно освободилась из-под морских вод. Равнинная часть юго-западной Туркмении, как вновь образованная аллювиальная территория, является ареной проникновения многих пришлых видов растений, в том числе и указанных двух подвидов *S. tomentosa*.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1968). Обзор видов секции *Belanthera* Iljin рода *Salsola* L. Бот. ж., 53, 10. — Ильин М. М. (1937). *Chenopodiaceae*. Флора Туркмении, 2. — Флора СССР. (1936). VI.

Институт ботаники
Академии наук Туркменской ССР,
г. Ашхабад.

Получено 21 XI 1973.

УДК 582 : 582.677.5

Нгуен Тьен Бан

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *GONIOTHALAMUS* (BLUME) HOOK. F. ET THOMS. *(ANNONACEAE)*, I

NGUYEN TIEN BAN. ON THE TAXONOMY OF THE GENUS *GONIOTHALAMUS* (BLUME) HOOK. F. ET THOMS. (*ANNONACEAE*), I

В статье рассмотрены основные таксономические критерии в роде *Goniothalamus* (Blume) Hook. f. et Thoms. и намечены возможные направления эволюции морфологических признаков. В результате предлагается система вероятных взаимоотношений исследованных таксонов и дается описание двух новых видов.

I. О таксономических критериях в роде *Goniothalamus* (Blume) Hook. f. et Thoms.

Одним из наиболее крупных родов среди *Annonaceae* является *Goniothalamus* (Blume) Hook. f. et Thoms., в состав которого входят около 100 видов, распространенных в Южной и Юго-Восточной Азии, от Индии до Новой Гвинеи, и сосредоточенных главным образом на Малакском и Индокитайском полуостровах, на о. Суматре, о. Борнео и на Филиппинах.

Будучи относительно естественной группой, рассматриваемый род нетрудно распознается в природе, если его представители находятся в фазе цветения. Все виды *Goniothalamus* представляют собой прямостоящие кустарники или небольшие деревья с обоеполыми цветками, обычно расположенными в пазухах остающихся или опавших листьев; реже цветки каулигенные, а иногда бывают и терминальными. У основания цветоножек, как правило, имеется по нескольку мелких прицветничков. Чашелистики (в числе 3) и лепестки (в числе 6, расположенных в два круга) створчатые; наружные лепестки явно крупнее внутренних; по форме последние также сильно отличаются от первых, причем к основанию они сужены в короткие ноготки, а их верхушки соприкасаются, образуя колпачок, возвышающийся над тычинками и плодолистиками. Пыльники экстрорзные. Семезачатков либо 1—2, либо несколько (3—10).

Род *Goniothalamus* в нашем понимании включает в себя и монотипный род *Beccariodendron* Warb., который отличается от *Goniothalamus* s. str. лишь количеством семезачатков. Принимая *Goniothalamus* в современном смысле, Бёрлаг (Boerlage, 1899 : 134—137) разделил этот род на две секции, а именно sect. *Eu-Goniothalamus* Boerl. (семезачатков 1—2) и sect. *Beccariodendron* Boerl. (семезачатков больше двух). Нам кажется, что очень трудно согласиться с таким подразделением. Отличие в количестве семезачатков, хотя оно и имеет некоторое значение для разграничения отдельных видов, в данном случае никак не может быть признано за главный критерий, на котором могла бы быть основана граница между крупными таксонами, как секции (или роды у других авторов); переход от двух семезачатков к трем, как известно, не является в роде *Goniothalamus* резким скачком. Более того, нередко встречаются такие случаи, когда у одного и того же цветка, завязи в большей части имеют 3—5 семезачатков, а некоторые содержат лишь 1—2 семезачатка.

Наиболее важными признаками у данного рода, на наш взгляд, являются отличия в строении тычинок, и в меньшей степени — различия в строении плодолистиков. Количество же семезачатков занимает лишь третье место. Известно, что среди видов *Goniothalamus* можно выделить два хорошо отличающихся между собой типа тычинок. У многих видов названного рода связник, как у подавляющего большинства представителей *Annonaceae*, превышая пыльники, заканчивается остроконечным надсвязником (рис. 1, *в*); у других же видов надсвязник усеченный, дисковидный или головчатый (рис. 1, *а*). Правда иногда встречаются и переходные формы. Так, например, у *G. salicinus* и *G. stenopetalus* над-

связник выпуклый с едва заметным остроконечием в виде сосочка в центре (рис. 1, *б*). Что же касается поперечных перегородок в пыльнике — признака, которым иногда пользуются для разграничения видов *Goniothalamus*, — то нам кажется, что этот признак имеет родовое значение. Структура пыльника иногда слабо заметна в засушенном материале, однако всегда четко выражена в разваренных образцах.

Строение плодолистиков более разнообразно. Очень короткий стилодий с широковоронковидным или веретеновидным рыльцем, равным по размерам завязи или чуть большим ее (рис. 2, *а*, *б*), встречается у немногих видов. Большинство же видов имеет стилодий, хорошо выраженный шиловидный или цилиндрический с мелким цельным или чуть надрезанным на две лопасти рыльцем (последнее нередко принималось за воронковидное у других авторов) (рис. 2, *в*, *г*). Наконец, у *G. catanduanensis* имеется весьма своеобразный тип стилодия и рыльца: стилодий конический, почти равный по длине завязи, а рыльце нитевидное, очень длинное и завитое (рис. 2, *д*).

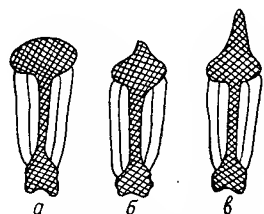


Рис. 1. Различные формы надсвязника тычинок у видов *Goniothalamus*.

Пояснения в тексте.

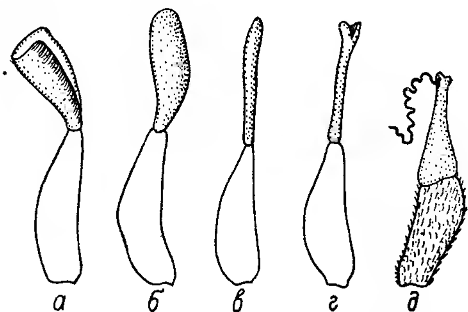


Рис. 2. Различные типы стилодия и рыльца плодолистиков у видов *Goniothalamus*.

Пояснения в тексте.

Степень опушения завязи также имеет таксономическое значение.

练Практически можно различить виды *Goniothalamus* по форме и величине лепестков; в этом отношении наружные лепестки оказываются таксономически более важными. Чашелистики имеют незначительную ценность для характеристики таксонов, за исключением характера жилкования на них, которое впрочем наблюдается у немногих видов. Строение плодов (вернее отдельных плодиков), как у других родов *Annonaceae*, не имеет большого таксономического значения; иногда можно отличить виды по плодикам (плодики сидящие или на плодоножках). У некоторых видов, например у *G. giganteus* и *G. nitidus*, плодики с гранулированным или зернистым перикарпием.

Если говорить о структуре вегетативных органов, то таксономическое значение имеет морфология листьев, размеры и форма которых менее значимы, чем характер жилкования; у *Goniothalamus* встречается два типа жилкования: боковые жилки первого типа хорошо выступают снизу, но с верхней стороны они мало заметны; у листьев второго типа боковые жилки слабо, но одинаково выступают с обеих сторон листа. Опушением на листьях и молодых веточках иногда пользуются для разграничения отдельных близких видов.

II. О системе рода *Goniothalamus* (Blume) Hook. f. et Thoms.

Для решения вопросов систематики, особенно когда речь идет об уровнях рода и секции, нельзя основываться на каком-либо одном неустойчивом и слабовыраженном признаке. В связи с этим первая система, предложенная Берлагом (1899) для рода *Goniothalamus*, как уже говорилось выше, представляется нам недостаточно обоснованной.

Прежде чем предлагать свою систему, мы считаем необходимым остановиться на суждениях о примитивности и подвинутости отдельных морфологических признаков. Среди таксономических критериев, рассмотренных в предыдущем разделе, более примитивными, на наш взгляд, являются тычинки с усеченным дискообразным или головчатым надсвязником и широковоронковидное рыльце. Такие типы надсвязников и рылец нередко встречаются у аноновых из трибы *Uvarieae*, которую рассматривают как одну из самых примитивных групп в сем. *Annonaceae*. Воронковидное рыльце, вероятно, имеет непосредственное отношение к так называемому подковообразному типу рыльца, характерному для *Uvaria* и, с нашей точки зрения, оба они представлены «полузамкнутым» типом плодолистика. Такое сочетание признаков встречается у *G. philippinensis*, *G. lancifolius*, *G. howii* и др., причем у перечисленных видов завязь имеет много семезачатков. Следовательно, они вполне могут служить исходными таксонами в пределах данного рода.

На основании всего вышесказанного по различиям в строении надсвязников можно разделить род *Goniothalamus* на два подрода. Первый, более примитивный подрод (subgen. *Truncatella* Ban) включает виды, у которых надсвязник усеченный, дисковидный или головчатый. Во второй подрод (subgen. *Goniothalamus*) входят все виды, имеющие связник с более или менее остроконечным надсвязником. По отличию в строении рыльца каждый подрод в свою очередь может быть подразделен на две секции.

Таким образом, род *Goniothalamus* в целом состоит из четырех хорошо отличающихся друг от друга секций. Из них первая секция (sect. *Infundibulistigma* Ban) характеризуется очень коротким стилодием, а рыльце у ее представителей широковоронковидное или веретеновидное, равное по размерам завязи или даже больше ее. Две следующие секции: вторая (sect. *Truncatella* Ban) и третья (sect. *Goniothalamus*) сходны между собой шиловидным или цилиндрическим стилодием и мелким цельным или слабо надрезанным на две лопасти рыльцем, но отличаются друг от друга в строении надсвязника. Последняя, четвертая, секция (sect. *Longistigma* Ban) характерна своеобразным коническим стилодием и нитевидным, очень длинным завитым рыльцем. Каждая из трех первых вышеперечисленных секций вполне может делиться на все подсекции в зависимости от количества содержащихся в отдельной завязи семезачатков. В соответствии с этим подсекции первая (subsect. *Polyspermi* Ban), третья (subsect. *Multiseminales* Ban) и шестая (subsect. *Pleiospermi* Ban) имеют неопределенное число семезачатков, которое колеблется от 3 до 10. В то же время завязь в подсекциях второй (subsect. *Infundibuliformes* Ban), четвертой (subsect. *Pauciseminales* Ban) и пятая (subsect. *Goniothalamotypus* Ban) имеют 1—2 семезачатка.

Что касается филогенетических взаимоотношений таксонов рода *Goniothalamus*, то все виды происходят, по-видимому, от общих предков типа *G. philippinensis*.

Из числа видов подсекции *Polyspermi*, *G. philippinensis* и *G. lancifolius* имеют наиболее примитивные признаки, и, вероятно, непосредственно связываются с общими предками рода. *G. howii* имеет общее с ними происхождение. *G. laoticus* относится к этой же подсекции, хотя он имеет своеобразное веретеновидное рыльце; произошел этот вид, по всей вероятности, от *G. howii*.

Все виды, входящие в состав подсекции *Infundibuliformes*, имеют непосредственную связь с предыдущей подсекцией, *G. expansus* имеет общее с *G. sesquipedalis* происхождение от *G. howii*. Очень сходные между собой виды *G. chinensis*, *G. chartaceus* и *G. elegans* отходят, вполне возможно, от *G. expansus*, к кругу сходства которого принадлежат группа видов *G. tenuifolius* и *G. undulatus*, с одной стороны, а также группа *G. tamirensis*, *G. marcanii*, *G. rufus*, *G. touranensis* и *G. gabriacianus*, с другой.

Происхождение видов, относящихся к подсекции *Multiseminales*, сравнительно гетерогенное. К *G. philippinensis*, по-видимому, близки *G. amuyon* и *G. panayensis*. В то же время *G. malayanus*, *G. puncticulifolius* и *G. puncticulatus*, вероятно, следует связывать с *G. lancifolius*.

Филогенетическое отношение *G. multiovulatus* не вполне ясно, но, возможно, имеет связь, хотя и отдаленную с *G. howii*.

Некоторые виды подсекции *Pauciseminales*, например *G. trunciflorus*, *G. elmeri*, *G. sibuyensis*, *G. epiphyticus* и *G. giganteus*, берут начало от общих предков. От последних, наверное, произошел также *G. magnificus*, но он скорее всего эволюировал в другом направлении. Среди видов, имеющих общее происхождение от *G. sesquipedalis*, следует упомянуть *G. fulvus*, от которого отходят такие виды, как *G. velutinus*, *G. thomsonii* и *G. mindorensis*. Родственное отношение *G. cylindrostigma* не четко выражено, но вероятнее всего, он имеет некоторое отношение к *G. sesquipedalis*. Другое сходство, а именно с *G. chartaceus*, очевидно, имеют виды *G. clemensii* и *G. holttumii*, а также *G. wightii*. К *G. tenuifolius* близки виды *G. forbesii*, *G. rotundisepalus* и *G. gardneri*. С последним, очевидно, связаны *G. hookeri*, *G. peduncularis* и *G. thwaitesii*. В свою очередь *G. thwaitesii* дает начало многим видам, заканчивающим это последнее в данной подсекции направление развития. Это — *G. donnaiënsis*, *G. repevensis*, *G. sawtehii*, *G. obtusifolius*, *G. longistylus*, *G. yunnanensis* и *G. subevenius*.

Происхождение подсекции *Goniothalamotypus* относительно гетерогенное. Большинство видов произошло от *G. salicinus* или *G. stenopetalus*, т. е. от переходных между двумя подродами форм, которые в неодинаковой степени близки к *G. sesquipedalis*. В то же время некоторые виды этой подсекции имеют иные филогенетические связи. *G. griffithii* и производные от него *G. tortilipetalus* и *G. wynadensis* имеют общее с *G. philippinensis* происхождение; возможно, и *G. cardiopetalus* относится также к кругу родства этой группы. Два очень сходных вида — *G. nitidus* и *G. simonsii* — по типу плодиков, возможно, следует вести от *G. giganteus*, но они ушли довольно далеко от последнего в морфологии цветка и жилкования листьев. Близкими к *G. stenopetalus* являются *G. suluensis*, *G. macrophyllus*, *G. walkeri* и *G. roseus*. К последнему приближаются *G. dolichopetalus* и *G. bracteosus*. Близкое родство с *G. salicinus* несомненно имеют *G. wrayi*, *G. tenasserimensis* и *R. reticulatus*. Производными от последнего представляют собой *G. tavoyensis*, *G. montanus*, *G. tapis*, *G. calvicarpus*, *G. rhynchantherus* и *G. ridleyi*. В итогах развития видов *G. sumatranus*, *G. andersonii* и *G. umbrosus*, а возможно также *G. carolinensis*, оказывается *G. tapis*. В то же время *G. copelandii* имеет вместе с *G. curtisii* и производными от него *G. scortechinii* и *G. calycinus* родственную связь с *G. ridleyi*.

Подсекция *Pleiospermi* включает *G. macranthus*, *G. uvarioides*, *G. cheliensis*, *G. gigantifolius* и *G. parallelovenius*. Все эти виды образуют тесно родственную группу, происхождение которой не вполне ясно. Имеются основания для предположения о том, что они возникли от подсекции *Infundibuliformes*, скорее всего от *G. sesquipedalis* или близких к последнему видов. С другой стороны, если основываться на количестве семезачатков, не исключена возможность, что эти виды связаны с подсекцией *Multiseminales*, а в ее составе, очевидно, с *G. mutliovulatus*. С учетом всей совокупности признаков последнее предположение кажется более правдоподобным.

Наконец, *G. catanduanensis*, образующий монотипную секцию *Longistigma*, по всей вероятности, имеет общее происхождение с видами, которые составляют подсекцию *Pleiospermi*.

Приводим ключ для определения подродов, секций и подсекций рода *Goniothalamus*, а также их латинские диагнозы.

1. Связник с усеченным, дисковидным или головчатым надсвязником . . . . подрод 1. *Truncatella*.
   2. Стилодий очень короткий; рыльце широковоронковидное или веретеновидное, равное завязи или больше ее . . . . секц. 1. *Infundibulistigma*.
      3. Семезачатков 3—10. Цветки каулигенные или собранные на более крупных ветвях . . . . подсекц. 1. *Polyspermi*.
      3′. Семезачатков 1—2. Цветки обычно пазушные . . . . подсекц. 2. *Infundibuliformes*.
   2′. Стилодий цилиндрический или шиловидный, всегда хорошо выраженный; рыльце маленькое, целое или чуть надрезанное на две лопасти . . . . секц. 2. *Truncatella*.
      4. Семезачатков 3—8 . . . . подсекц. 3. *Multiseminales*.
      4′. Семезачатков 1—2 . . . . . . подсекц. 4. *Pauciseminales*.
1′. Связник с более или менее остроконечным надсвязником . . . . подрод 2. *Goniothalamus*.
   5. Стилодий обычно шиловидный, реже цилиндрический; рыльце маленькое, целое или слабо надрезанное на две лопасти . . . . секц. 3. *Goniothalamus*.
      6. Семезачатков 1—2 . . . . подсекц. 5. *Goniothalamotypus*
      6′. Семезачатков 3—10 . . . . . подсекц. 6. *Pleiospermi*.
   5′. Стилодий конический, по длине и ширине равный завязи; рыльце нитевидное, очень длинное, завитое. Семезачатков 3—5 . . . . секц. 4. *Longistigma*.

Subgen. 1. **Truncatella** Ban subgen. nov. — Connectivum supraconnectivo apice truncato disciformi vel capitato.

Typus: *G. malayanus* Hook. f. et Thoms.

Sect. 1. **Infundibulistigma** Ban sect. nov. — Connectivum supraconnectivo apice truncato, disciformi vel capitato. Stylodium brevissimum; stigma late infundibuliforme vel fusiforme, ovario aequimagnum vel majus.

Typus: *G. sesquipedalis* (Wall.) Hook. f. et Thoms.

Subsect. 1. **Polyspermi** Ban subsect. nov. — Connectivum supraconnectivo apice truncato disciformi vel capitato. Stylodium brevissimum; stigma late infundibuliforme vel fusiforme, ovario aequimagnum vel majus. Ovula 3—10. Flores cauligeni vel in ramulis majoribus dispositi.

Typus: *G. philippinensis* Merr.

Subsect. 2. **Infundibuliformes** Ban subsect. nov. — Connectivum supraconnectivo apice truncato, disciformi vel capitato. Stylodium brevissimum; stigma late infundibuliforme vel fusiforme, ovario aequimagnum vel majus. Ovula 1—2. Flores saepe axillares.

Typus: *G. sesquipedalis* (Wall.) Hook. f. et Thoms.

Sect. 2. **Truncatella** Ban sect. nov. — Connectivum supraconnectivo apice truncato, disciformi vel capitato. Stylodium distanctum, cylindricum vel subuliforme; stigma minutum, integrum vel leviter bilobulatum.

Typus: *G. malayanus* Hook. f. et Thoms.

Subsect. 3. **Multiseminales** Ban subsect. nov. — Connectivum supraconnectivo apice truncato, disciformi vel capitato. Stylodium distinctum, cylindricum vel subuliforme; stigma minutum, integrum vel leviter bilobulatum. Ovula 3—8.

Typus: *G. malayanus* Hook. f. et Thoms.

Subsect. 4. **Pauciseminales** Ban subsect. nov. — Connectivum supraconnectivo apice truncato, disciformi vel capitato. Stylodium distinctum, cylindricum vel subuliforme; stigma minutum, integrum vel leviter bilobulatum. Ovula 1—2.

Typus: *G. gardneri* Hook. f. et Thoms.

Subgen. 2. *Goniothalamus* — Connectivum supraconnectivo plus minusve apiculato.

Typus: G. *macrophyllus* (Blume) Hook. f. et Thoms.

Sect. 3. *Goniothalamus* — Connectivum supraconnectivo plus minusve apiculato. Stylodium distinctum, cylindricum vel subuliforme; stigma minutum, integrum vel leviter bilobulatum.

Typus: *G. macrophyllus* (Blume) Hook. f. et Thoms.

Subsect. 5. **Goniothalamotypus** Ban subsect. nov. — Connectivum supraconnectivo plus minusve apiculato. Stylodium distinctum, cylindricum vel subuliforme; stigma minutum, integrum vel leviter bilobulatum. Ovula 1—2.

Typus: *G. macrophyllus* (Blume) Hook. f. et Thoms.

Subsect. 6. **Pleiospermi** Ban subsect. nov. — Connectivum supraconnectivo plus minusve apiculato. Stylodium distinctum, cylindricum vel subuliforme; stigma minutum, integrum vel leviter bilobulatum. Ovula 3—10.

Typus: *G. uvarioides* King.

Sect. 4. **Longistigma** Ban sect. nov. — Connectivum supraconnectivo plus minusve apiculato. Stylodium conicum, ovario aequilongum et aequilatum; stigma filiforme, longissimum. Ovula 3—5.

Typus: *G. catanduanensis* Quisumb.

III. Новые виды и комбинации

Goniothalamus clemensii Ban sp. nov. — Arbuscula parva vel frutex. Folia tenuiter coriacea, oblongo-lanceolata vel lanceolata, attenuate acuminata, basi acuta, utrinque glabra, 10—15 cm lg. et 3—4 cm lt., petioli 6—9 mm lg.; nervi laterales tenuissimi, interdum vix visibiles. Flores solitarii vel bini-terni in ramulis effoliatis dispositi; pedicelli breves, 5—10 mm lg., pubescentes, basi bracteolis 4—6 minutis pubescentibus praediti. Sepala minuta, suborbiculata, 4 mm lg. et 4—5 mm lt., extus paulo pubescentia, intus glabra. Petala exteriora lanceolata, acuminata, 1.5—2 cm lg. et 5—6 mm lt., utrinque subpubescentia; interiora subrhombica, obtusa, breviter unguiculata, 8—10 mm lg. et ca. 5 mm lt. Stamina numerosa, 1.5 mm lg., filamentis nullis, connectivo apice rotundato supraconnectivo capitato vix pubescenti praedito. Carpella ca. 3 mm lg.; ovaria glabra; stylodium subuliforme ovario sesqui longius; stigma bilobulatum. Ovula 1—2. Fructiculi ovoidei, glabri, subsessiles, 12—14 mm lg. et 7—8 mm in diam., pericarpio tenuii. Semen unum. (Fig. 3).

Typus: Borneo, Sarawak, mt. Kinabalu, Clemens 32 761 (holotypus — NY!). — Paratypi: ibid., Clemens 27 638, 30 497, 31 198, 50 233 et 50 403 (NY!).

Affinitas. Species nova Goniothalamo holttumii Sincl. (ex Malayani) proxima est., a quo sepalis minoribus (5—6×4—5 mm, nec 18××15 mm), petalis exterioribus minoribus (1.5—2×0.5—0.6 cm, nec 4.5××1.2 cm) et floribus in ramulis effoliatis dispositis (nec axillaribus) distinguitur.

Небольшое деревцо или кустарник. Листья тонкие, продолговато-ланцетные или ланцетные, вытянуто заостренные, с острым основанием, с обеих сторон голые, 10—15 см дл. и 3—4 см шир.; боковые жилки слабо выражены; черешок 6—9 мм дл. Цветки одиночные или собранные по 2—3 на безлистных ветвях; цветоножки короткие, 5—10 мм дл., волосистые, у основания с 4—6 мелкими, опушенными прицветничками. Чашелистики мелкие, округлые, 4 мм выс. и 4—5 мм шир., снаружи слабо волосистые, совнутри голые. Наружные лепестки ланцетные, заостренные, 1.5—2 см дл. и 5—6 мм шир., с обеих сторон слабо опушенные; внутренние лепестки почти ромбические, туповатые, с коротким ноготком, 8—10 мм дл. и около 5 мм шир. Тычинки многочисленные, 1.5 мм дл.; тычиночные нити отсутствуют; связник усеченный с головчатым, слабо опушенным надсвязником. Плодолистики 3 мм дл.; завязь голая; стилодий шиловидный, в 1.5 раза длиннее завязи, с надрезанным на две лопасти рыльцем. Семезачатков 1—2. Плодики яйцевидные, голые, 1.2—1.4 см дл. и 7—8 мм в диам., почти сидячие, с тонким перикарпием. Семя одно. (Рис. 3).

Новый вид больше всего близок к *G. holttumii* Sincl. (из Малайзии), однако в отличие от последнего чашелистики и наружные лепестки здесь значительно меньше и цветки собраны на безлистных ветвях (у *G. holttumii* чашелистики=1.8×1.5 см, лепестки=4.5×1.2 см, цветки в пазухах листьев). При сравнении с видами, распространенными на Борнео, можно заключить, что наш вид имеет некоторые черты сходства с *G. umbrosus* Sincl., *G. tapis* Miq. и *G. andersonii* Sincl. Однако у всех перечисленных видов надсвязник остроконечный, причем у *G. umbrosus* и *G. andersonii*, кроме того, плодики на четко выраженных ножках, а у *G. tapis* листья гораздо крупнее.

Goniothalamus bracteosus Ban sp. nov. — Arbuscula parva. Folia subcoriacea, oblonga, acuminata, basi subrotundata vel cuneata, glabra, 11—20 cm lg. et 4—7 cm lt., petioli 5—7 mm lg.; nervi laterales 9—13-pares, obliqui, subtus prominentes prope marginem anastomosantes. Flores silotarii, axillares vel terminales; pedicelli 3—4 cm lg., basi bracteolis 4—6 mi-



Рис. 3. *Goniothalamus clemensii* Ban.

а — ветвь с листьями; *б* — цветок; *в* — внутренние лепестки; *г* — тычинка; *д* — плодолистик; *е* — он же в продольном срезе (по экземпляру Clemens, 32 761 — holotypus, NY); *ж* — плоды. (По экземпляру Clemens, 30 497 — paratypus, NY).

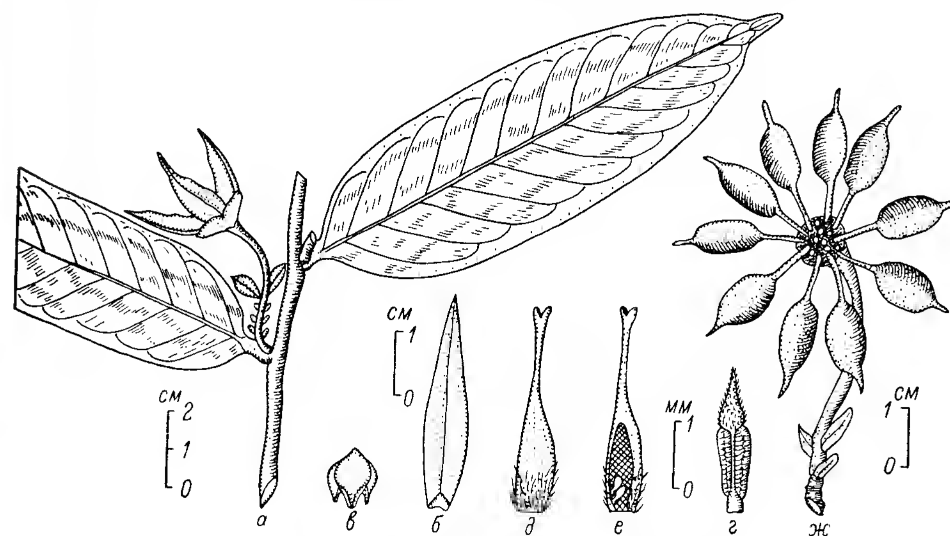


Рис. 4. *Goniothalamus bracteosus* Ban.

а — ветвь с цветком; *б* — наружный лспесток; *в* — внутрснние лепестки; *г* —тычинка; *д* — плодолистик; *е* — он же в продольном срезе; *ж* — плоды. (По экземпляру Clemens, 27 378 —holotypus, NY).

nutis et supra eas 2—4 foliformibus majoribus praediti. Sepala minuta, ovata, acuta, 5—6 mm lg. et 4—5 mm lt., utrinque subglabra. Petala flava maculis roseis notata; exteriora subcoriacea, 1-nervosa, lanceolata acuta utrinque puberula, 3 cm lg. et ca. 1 cm lt.; interiora petala obovata, obtusa, 8—10 mm lg. et 5—6 mm lt., extus pubescentia. Stamina numerosa ca. 2 mm lg., filamentis brevibus, connectivo supraconnectivo apiculato vix pubescenti praedito. Carpella numerosa, 3 mm lg., ovaria oblonga basi

pubescentia; stylodium cylindricum ovario subaequilongum; stigma bilobulatum stylodio sublatius. Ovula 1—2, subbasalia. Fructiculi rubri vel roseo-purpurei, glabri, oblongi, apiculati, ca. 1 cm lg. et 5—6 mm im diam.; stipites 8—10 mm lg. Semen unum. (Fig. 4).

Typus: Borneo, Sarawak, mt. Kinabalu, Clemens 27 378 (holotypus — NY!). — Paratypi : ibid., Clemens 26 460, 26 678, 26 854 et 27 619 (NY!).

Affinitas. Species nostra Goniothalamo roseo Stapf affinis, sed bracteolis foliiformibus, fructiculis apiculatis et petalis exterioris brevibus differt.

Небольшое деревцо. Листья слегка кожистые, продолговатые, заостренные, в основании почти округлые или клиновидные, голые, 11—20 см дл. и 4—7 см шир.; черешок 5—7 мм дл.; боковые жилки в числе 9—13 пар, косые, снизу выступающие, к краю образуют петли. Цветки одиночные, пазушные или верхушечные; цветоножки 3—4 см дл., у основания с 4—6 мелкими чешуйчатыми, а несколько выше снабжены 2—4 более крупными, листовидными прицветничками. Чашелистики мелкие, яйцевидные, острые, 5—6 мм дл. и 4—5 мм шир., с обеих сторон почти голые. Лепестки желтые с розовыми пятнами; наружные слегка кожистые, однонервные, ланцетные, острые, с обеих сторон слегка опушенные, 3 см дл. и около 1 см шир.; внутренние лепестки обратнояйцевидные, туповатые, 8—10 мм дл. и 5—6 мм шир., снаружи волосистые. Тычинок много, около 2 мм дл., с короткой нитью; связник с остроконечным, слегка пушистым надсвязником. Плодолистики многочисленные, 3 мм дл.; завязь продолговатая, у основания волосистая; стилодий цилиндрический, почти одинаковый по длине с завязью; рыльце двухлопастное, чуть расширенное. Семезачатков 1—2, почти базальных. Плодики красные или розово-пурпурные, голые, продолговатые, остроконечные, около 1 см дл. и 5—6 мм в диам., на ножках 8—10 мм дл. Семя одно. (Рис. 4).

Новый вид близок к *Goniothalamus roseus* Stapf, от которого, однако, отличается присутствием листовидных прицветничков, остроконечными плодиками и более короткими наружными лепестками.

Goniothalamus laoticus (Fin. et Gagnep.) Ban comb. nov. — *Mitrephora laotica* Fin. et Gagnep. 1907, Bull. Soc. Bot. Fr. 54 : 87.

Typus: Laos, Pak-lay, Thorel 3364 (P).

Вид, описанный Финэ и Ганёпэном (Finet et Gagnepain, 1907a : 87) как *Mitrephora laotica*, бесспорно принадлежит к роду *Goniothalamus*, поскольку здесь цветки не супротивны листьям (что является основным критерием для разграничения двух названных родов) и пыльники, как у всех видов *Goniothalamus*, имеют поперечные перегородки. Что касается количества семезачатков, то это несущественный признак. Завязь с многочисленными семезачатками встречается у многих других видов рода *Goniothalamus*. Мы относим к *G. laoticus* также образец Kerr 5455 (BM) из Таиланда. Принадлежность последнего экземпляра к роду *Goniothalamus* указана еще Синклером (Sinclair, 1953 : 42).

ЛИТЕРАТУРА

Airy-Shaw H. K. (1939). Additions to the Flora of Borneo and other Malay Island, 12. Kew Bull. 1939 (6). — Ast S. (1938a). *Goniothalamus*. В кн.: H. Humbert, Supplement Flore Générale de l'Indo-Chine 1 (1). — Ast S. (1938б). Identité de deux espèces d'Anonacées: *Oxymitra gabriaciana* Baill. et *Goniothalamus saigonensis* Pierre ex Fin. et Gagnep. Espèces nouvelles d'Indo-Chine. Bull. Soc. Bot. France, 85. — Backer C. A. a. R. C. Bakhuizen van den Brink. (1963). Flora of Java, 1. — Baillon H. E. (1871). Stirpes exoticae novae. Adansonia, 10. — Baker E. G. (1926). Dr. H. O. Forbes's Malayan Plants. *Polypetalae*. J. Bot. (London), 64, Suppl. — Beddome R. H. (1874). Icones Plantarum Indiae orientalis, 1 (2). — Biwas K. M. A. (1942). A new plant from south Burma. J. Ind. Bot., *21*. — Blancof Г. M. (1837). Flora de Filipinas. — Blanco F. M. (1845). Flora de Filipinas, ed. 2. — Blume C. L. (1825). Bijdragen tot de Flora van Nederlandsch Indië. — Blume C. L. (1830). Flora Java, *Annonaceae*. — Boerlage J. G. (1899). Notes sur les Anonacées du Jardin botanique de Buitenzorg. Icon. Bogor., 1. — Chatterjee D. (1940). In J. Ind. Bot. Soc., 19. — Craib W. G. (1922a). Contributions to the flora of Siam, add. 12. Kew Bull. 1922 (5). — Craib W. G. (1922б). Contributions to the flora

of Siam, add. 13. Kew Bull. 1922 (8). — Graib W. G. (1925a). Contributions to the flora of Siam, add. 15. Kew Bull. 1925 (1). — Craib W. G. (1925б). Florae Siamensis Enumeratio, 1 (1). — Dalzell N. A. (1850). Contributions to the Botany of western India. Hook. Kew J. Bot., 2. — De Candolle A. (1832). Memoire sur la famille des Anonacées et en particulier sur les espèces du pays des Birma. Extr. Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. (Genève). — Dunn S. T. (1914). Plantarum Novarum in Horti Regii conservatarum. Kew Bull. 1914 (5). — Elmer A. D. E. (1908a). A century of new plants. Leafl. Philip. Bot., 1 (16). — Elmer A. D. E. (1908б). Three score of new plants. Leafl. Philip. Bot., 2 (24). — Elmer A. D. E. (1913). New *Annonaceae*. Leafl. Philip. Bot., 5 (92). — Finet A. et F. Gagnepain. (1906). Contribution á l'étude de la flore de l'Asie orientale d'après l'herbier. Bull. Soc. Bot. France, Mém. 4. — Finet A. et F. Gagnepain. (1907a). *Goniothalamus*. В кн.: H. Lécomte, Flore Générale de l'Indo-Chine, 1. — Finet A. et F. Gagnepain. (1907б). Additions à la flore de l'Asie orientale. Bull. Soc. Bot. France, 54. — Fischer C. E. C. (1927). Contributions to the flora of Burma 3. Kew. Bull., 1927. — Henderson M. R. (1926). In Gardens Bull. Strait Settelmens, 4 (1). — Henderson M. R. (1933). In Gardens Bull. Strait Settelmens, 7 (2). — Hooker J. D. a. Th. Thomson. (1855). Flora Indica, 1. — Hooker J. D. a. Th. Thomson. (1972). *Goniothalamus*. В кн.: J. D. Hooker. The Flora of British India, 1. — Hu H. H. (1940). Notulae Systematicae ad floram Sinensem. 10. Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. ser., 10 (3). — Kanehira R. (1931). An enumeration of the woody plants collected in Micronesia, Japanese Mandate (in 1929—1930). Bot. Mag.Tokyo, 45. — King G. (1892). Materials for a flora of the Malayan Peninsula. J. As. Soc. Bengal, 61 (2). — King G. (1893). The *Annonaceae* of British India. Ann. Roy. Bot. Gard. (Calcutta), 4. — King G. a. D. Prain. (1898). Descriptions of some new plants from the North-Eastern frontiers of India. J. As. Soc. Bengal, 67 (2). — Koorders-Schumacher A. (1910). Systematisches Verzeichnis der zum Herbar Koorders gehörenden. Niederländisch-Ostindien, besonders in den Jahren 1888—1903 gesammelten, 2 Abt. Sumatra. — Kurz S. (1867). Report on the vegetation of the Andaman Island. — Kurz S. (1870). Report on the vegetation of the Andaman Island., ed. 2. — Kurz S. (1872) New Burmese plants. J. As. Soc. Bengal, 41 (2). — Li H. L. (1943). Notes on the flora of Indo-China. J. Arn. Arb., 24. — Merrill E. D. (1905, 1906). New or noteworthy Philippine plants, 3. Depar. Inter. Bur. Gov. Labor. (Philippine), 29 (1905); 35 (1906). — Merrill E. D. (1908a). New Philippine plants from the collections of M. S. Clemens, 1. Philipp. J. Sci. Bot., 3 (3). — Merrill E. D. (1908б). New or noteworthy Philippine plants, 6. Philipp. J. Sci. Bot., 3 (4). — Merrill E. D. (1915). Studies on the Philippine *Annonaceae*. 1. Philipp. J. Sci. Bot., 10 (4). — Merrill E. D. (1916). New plants from Sorsogon province, Luzon. Philipp. J. Sci. Bot., 11 (1). — Merrill E. D. (1919a). New or noteworthy Philippine plants, 15. Philipp. J. Sci. Bot., 14 (4). — Merrill E. D. (1919б), On the application of the generic name *Melodorum* of Loureiro. Philipp. J. Sci. Bot., 15 (2). — Merrill E. D. (1920, 1922a). New or noteworthy Philippine plants. 16 (1920), Philipp. J. Sci. Bot., 17 (3); 17 (1922a) 20 (4). — Merrill E. D. (1922б). New or noteworthy Bornean plants. 1. J. Str. Br. Roy. As. Soc., 85. — Merrill E. D. (1923). An Enumeration of Philippine Flowering Plants, 2. — Merrill E. D. (1925, 1926). Additions to our knowledge of the Philippine flora. Philipp. J. Sci. Bot., 1 (1925) 26 (4); 3 (1926) 30 (4). — Merrill E. D. (1929). Plantae Elmerianae Borneenses. Univ. Calif. Publ. Bot., 15. — Merrill E. D. a. W. Y. Chun. (1934). — Contributions to our knowledge of the Kwangtung flora, 2. Sunyatsenia, 2 (1). — Merrill E. D. a. W. Y. Chun. (1940). Additions to our knowledge of the Heinan flora, 3. Sunyatsenia, 5. — Miquel F. A. W. (1859—1960). Flora Indiae Batavae, 1. — Miquel F. A. W. (1861). Flora Indiae Batavae. Suppl. 1, Prodromus Florae Sumatranae. — Miquel F. A. W. (1865). *Annonaceae* archipelagi Indici. Ann. Mus. Bot. Lugdono-Batavi, 2. — Quisumbing E. (1944). In Philipp. J. Sci. Bot., 76 (3). — Ridley H. N. (1912, 1914). Plantarum novarum in Herbario Horti regii conservatarum. Kew. Bull. (1912) (9); (1914) (9). — Ridley H. N. (1920). In J. Fed. Mal. States Mus., 10. — Ridley H. N. (1925). The flora of the Malay Peninsula, 5. — Scheffer R. H. C. C. (1870). Observationes phytographicae. Tijdschr. Neder. Ind., 31. — Sinclair J. (1953). Notes on siamese *Annonaceae*. Gard. Bull. Singapore, 14 (1). — Sinclair J. (1955). A revision of the malayan *Annonaceae*. Gard. Bull. Singapore, 14 (2). — Sinclair J. (1961). A new species of *Goniothalamus* from Peat Swamp Forest in Borneo. Gard. Bull. Singapore, 18 (3). — Stapf O. (1894). On the flora of mount Kinabalu, in North Borneo. Trans. Linn. Soc. London, ser. 2, 4. — Thwaites G. H. K. (1858). Enumeration of Ceylon plants. — Tsiang Y. a. P. T. Li. (1964). Diagnoses of new Annonaceous plants from Hainan. Acta Phytotax. Sin., 9 (4). — Wallich N. (1832a). Plantas Asiaticae rariores, 3. — Wallich N. (1832б). A numerical list of dried specimens of plants in the East India Company's Museum (Catalogue). — Wang W. T. (1957). In: Wu C. Y. et W. T. Wang. Первый предиминарный доклад об изучении флоры тропиков и субтропиков пров. Юньнани. Acta Phytotax. Sin., 6 (2). — Warburg O. (1891). Beiträge zur Kenntnis der papuanischen Flora. Bot. Jahrb., 13.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1973.

УДК 582.26 (571.511)

В. И. Ермолаев и Т. А. Сафонова

ВОДОРОСЛИ РОДА *DINOBRYON* EHR. *(CHRYSOPHYTA)* ИЗ ВОДОЕМОВ ТАЙМЫРА

V. I. YERMOLAEV AND T. A. SAFONOVA. ALGAE OF THE GENUS *DINOBRYON* EHR. (*CHRYSOPHYTA*) FROM THE WATER-BODIES OF TAIMYR

Приводится список 10 видов с 17 разновидностями и 1 формой водорослей из рода *Dinobryon* Ehr. (*Chrysophyta*), обнаруженных в 67 водоемах Таймыра. Список снабжен изображениями, краткими описаниями и указаниями местонахождений.

Статья является результатом обработки 264 проб фитопланктона и обрастаний, собранных в июле—сентябре 1968—1970 гг. из 67 водоемов Таймыра. Сбор альгологических образцов производился в основном в окрестностях Таймырского биогеоценологического стационара Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (научный руководитель стационара — д. б. н., профессор Б. А. Тихомиров). Работы велись близ пос. Тарея (73° с. ш.) на многочисленных малых водоемах поймы рек Пясины и Неуры и правого коренного берега р. Пясины. Кроме того, проведены сборы водорослей из р. Норилки, оз. Пясино и р. Пясины от истока до пос. Тарея.

Водоросли рода *Dinobryon* впервые были указаны на Таймыре В. Н. Грезе (1942, 1957): в оз. Таймыр и р. Пясине им были обнаружены *D. divergens*, *D. sociale*, *D. cylindricum*, *D. sertularia*. В результате наших исследований в водоемах Таймыра насчитывается уже 10 видов рода *Dinobryon* с 17 разновидностями и 1 формой.

1. *Dinobryon utriculus* (Ehr.) Klebs.

Var. *utriculus*. — Домики 30—35 мкм дл., 10—12.5 мкм шир. Заболоченная лужа близ пос. Тарея, в обрастаниях сфагнума и нитчаток, 22—25 VII 1968, нередко.

Var. *reticulatum* Skuja. — Домики 25—30 мкм дл., 7.5—10 мкм шир. Лужа на коренном правом берегу р. Пясины, на нитчатках, 11 VIII 1968, нередко.

Var. *pusillum* (Awer.) Lemm. — Домики 17.5 мкм дл., 7.5—10 мкм шир. Цисты шаровидные, 10—12 мкм в диаметре, с отверстием, направленным внутрь домика (табл. I, *1а—в*). В озерах и малых заболоченных водоемах поймы р. Пясины, на *Asterionella formosa* Hass., VII—VIII 1968, часто и обычно с цистами; в заболоченных малых водоемах правобережья р. Пясины, 6 VIII 1968, 7 IX 1970, единично.

2. *Dinobryon korschikovii* Matv.

F. *glabrum* (Korsch.) Matv. — Домики 47.5—57.6 мкм дл., 9.6—14.4 мкм шир., на заднем конце вытянутые в тонкий отросток 12.5—14.4 мкм дл. (табл. I, *8*). В планктоне озера поймы р. Неуры, 15 VIII 1968, редко; в р. Пясине у пос. Тарея, VII 1968, единично.

3. *Dinobryon suecicum* Lemm.

Var. *longispinum* Lemm. — Домики асимметричные, 45—55 мкм дл. (с шипом), 20—32.5 мкм (без шипа), 5—6 мкм шир. (табл. I, *6*). В планктоне р. Пясины у пос. Тарея, VIII 1968, VII—IX 1969, в количестве 0.5—1 тыс. клеток/л воды; в озерах поймы рек Пясины и Неуры, VIII—IX 1968, VII 1969, единично или редко.

В литературе (Pascher, 1913; Матвієнко, 1965; Starmach, 1968) длина шипа указывается до 15 мкм. В нашем материале большинство экземпляров имело длину шипа 22.5—32.5 мкм.

4. *Dinobryon sertularia* Ehr.

Var. *sertularia*. — Колонии тесно скученные, домики вазовидные, у устья расширенные, на заднем конце заостренные или притупленные, бесцветные или желто-бурые, 25—37.5 мкм дл., 7.5—10 мкм шир. Цисты 10 мкм в диаметре с отверстием, направленным внутрь домика (табл. I, *4*). В планктоне р. Пясины у пос. Тарея, VII 1968—1969; близ устья р. Янгоды, VII, IX 1970, единично; в озерах поймы р. Пясины, IX 1968, VII 1969,

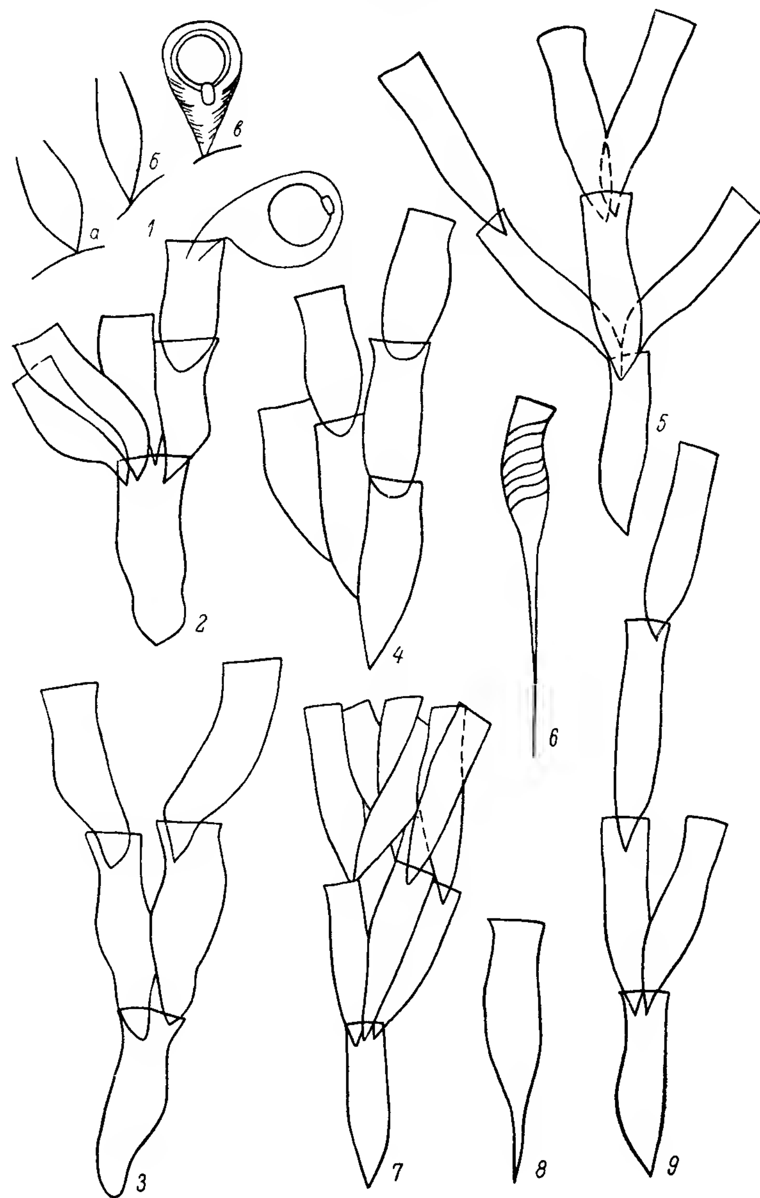


Таблица I

1а, 1б, 1в — *Dinobryon utriculus* var. *pusillum* (Awer.) Lemm.; *2, 3* — *D. sertularia* var. *protuberans* (Lemm.) Krieg.; *4* — *D. sertularia* Ehr. var *sertularia*; *5* — *D. cylindricum* var. *palustre* Lemm.; *6* — *D. suecicum* var. *longispinum* Lemm.; *7* — *D. cylindricum* var. *alpinum* (Imhof) Bachm.; *8* — *D. korschikovii* f. *glabrum* (Korsch.) Matv.; *9* — *D. cylindricum* Imhof var. *cylindricum*.

IX 1970, единично; в отдельных водоемах часто или в массе; в озерах и заболоченных водоемах правобережья р. Пясины, VII—IX 1968—1970, обычно редко, а в некоторых озерках в июле в массе.

Var. *protuberans* (Lemm.) Krieg. — Домики 25—30 мкм дл., 10 мкм шир., со вздутыми и часто искривленными нижними концами. Иногда вздутие только на одном конце. Цисты 10 мкм в диаметре с отверстием, направленным из домика (табл. I, *2*, *3*). В планктоне заболоченных водоемов поймы

р. Пясины, 5 IX 1968, редко, иногда в массе; в заболоченных водоемах правобережья р. Пясины 11 VIII 1968, 31 VII 1970, единично.

5. *Dinobryon cylindricum* Imhof.

Var. *cylindricum*. — Колонии вытянутые, домики 60—70 мкм дл., 7.5—12.5 мкм шир. (табл. I, *9*). Широко распространенная разновидность. Встречалась постоянно в планктоне р. Пясины, оз. Пясино, р. Норилки, в водоемах поймы рек Пясины и Неуры и в водоемах коренного берега близ пос. Тарея, единично или редко, иногда часто. В некоторых озерах поймы р. Пясины в VII—IX 1968 развивалась в массовом количестве.

Var. *palustre* Lemm. — Колонии раскидистые, ветвятся в обе стороны, домики 52—67.5 мкм дл., 7.5 мкм шир. (табл. I, *5*). В планктоне р. Пясины у пос. Тарея, VIII—IX 1968, единично — редко, VII—VIII 1969, редко или часто; оз. Пясино, IX 1969, 30 IX 1970, редко; озера поймы р. Пясины, VII—IX 1968, единично — нередко, иногда в массовом количестве, VII 1969, IX 1970, единично — редко.

Var. *alpinum* (Imhof) Bachm. — Колонии удлиненные, тесно скученные, домики 37.5—50 мкм дл., 7.5—12.5 мкм шир. (табл. I, *7*). В планктоне озер поймы рек Пясины и Неуры, VIII 1968, единично среди *D. cylindricum* var. *cylindricum*.

6. *Dinobryon sociale* Ehr.

Var. *sociale*. — Домики 30—55 мкм дл., 7.5—10 мкм шир. В планктоне р. Пясины, VII—IX 1968—1970, часто; оз. Пясино, IX 1969, редко, VII—IX 1970, единично; р. Норилка, IX 1969, часто; в водоемах поймы р. Пясины, VIII—IX 1968, VII 1969, IX 1970, нередко, иногда в массе; в водоемах поймы р. Неуры, 15 VIII 1968, часто или в массе; в водоемах правобережья р. Пясины VIII—IX 1968, VIII 1969, единично — редко.

Var. *stipitatum* (Stein) Lemm. — Колонии удлиненные, домики конусовидные, 47.5—75 мкм дл., 10—12.5 мкм шир., цисты шаровидные, с широким горлышком, обращенным внутрь домика (табл. II, *9*). В планктоне р. Пясины у пос. Тарея, 24 VII 1969, в оз. Пясино, 5 IX 1968, в озерах поймы р. Неуры, 15 VIII 1968, везде единично.

Var. *americanum* (Brunnth.) Bachm. — Домики 37.5—50 мкм дл., 7.5—10 мкм шир., в передней части конусовидные, затем резко суженные в концевой отросток (табл. II, *7*). Наиболее широко распространенная разновидность в обследованных водоемах. Встречалась постоянно в р. Пясине, оз. Пясино, р. Норилке, в водоемах поймы рек Пясины и Неуры, нередко — часто, в некоторых пойменных озерах в массовом количестве. В тундровых водоемах правого коренного берега р. Пясины отмечалась единично — редко.

7. *Dinobryon bavaricum* Imhof.

Var. *bavaricum*. — Колонии из небольшого числа клеток, домики 70—101 мкм дл., 7—18 мкм шир. (табл. II, *10*, *11*). В планктоне р. Пясины, VIII 1968, VII—IX 1969—1970, единично — редко, в отдельных пробах часто; оз. Пясино, IX 1969—1970, единично — редко, VII 1970, часто; р. Норилка, 30 IX 1969, редко; водоемы поймы р. Пясины, VIII—IX 1968, VII 1969, IX 1970, нередко; водоемы поймы р. Неуры, 15 VIII 1968, единично; водоемы правого берега р. Пясины, в планктоне и среди обрастаний мхов, VIII 1968—1970, единично — редко.

Var. *medium* (Lemm.) Krieg. — Домики 70—80 мкм дл., 10—12.5 мкм шир., с ланцетовидным расширением на заднем конце (табл. II, *12*). В планктоне озер поймы р. Пясины, 31 VII 1969, среди предыдущей разновидности, редко.

8. *Dinobryon pediforme* (Lemm.) Steinecke. — Колонии кустистые, домики 47.5—50 мкм., 8 мкм шир., в передней части цилиндрические, слегка волнистые, в задней части со складчатыми выростами, внезапно суженные в прямой или косо поставленный конус. Цисты в прозрачном

тонком пузыре, широкоэллиптические, 12.5 мкм дл., 10 мкм шир., с горлышком 1 мкм выс., 3 мкм шир., направленным внутрь домика (табл. II, *1—6*). В планктоне р. Пясины, VII—IX 1970, оз. Пясино, VII 1970,

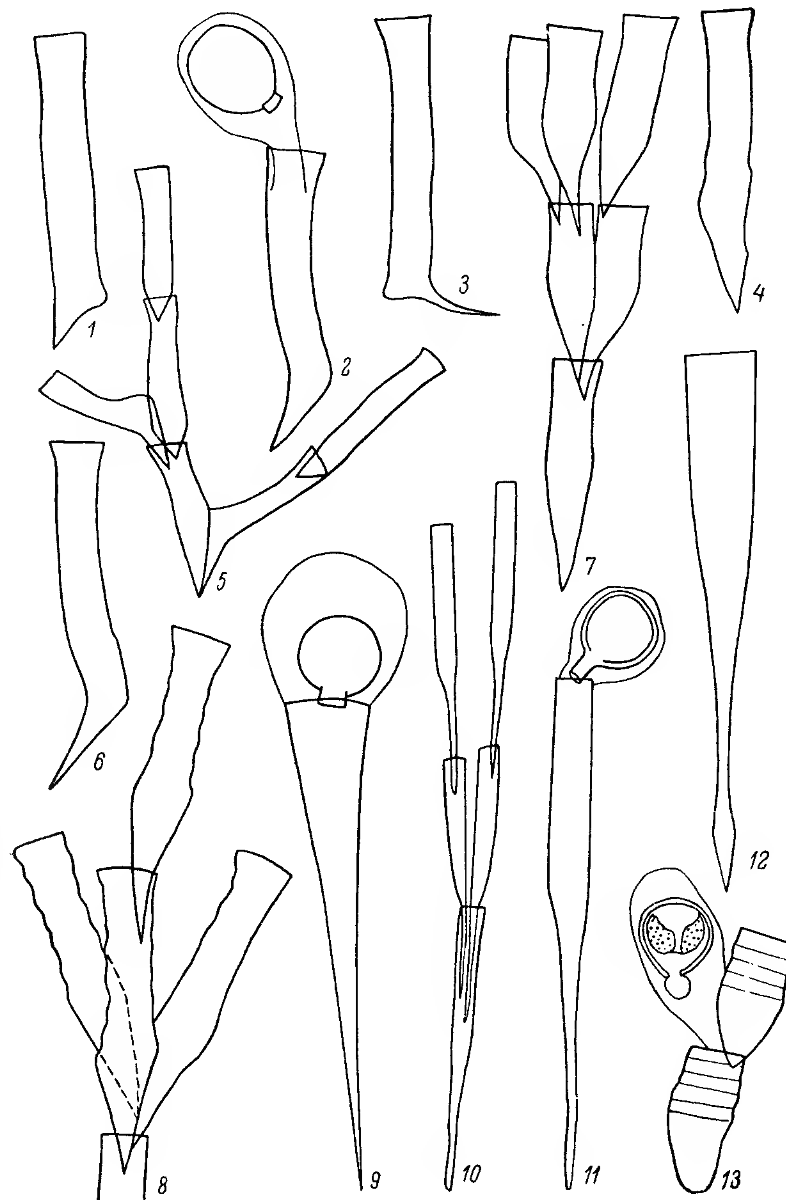


Таблица II

1—6 — *Dinobryon pediforme* (Lemm.) Steinecke; *7* — *D. sociale* var. *americanum* (Brunnth.) Bachm.; *8* — *D. divergens* var. *schauinslandii* (Lemm.) Brunnth.; *9* — *D. sociale* var. *stipitatum* (Stein) Lemm.; *10*, *11* — *D. bavaricum* Imhof var. *bavaricum*; *12* — *D. bavaricum* var. *medium* (Lemm.) Krieg.; *13* — *D. annulatum* Hilliard et Asmund.

р. Норилки, 30 IX 1970, единично — редко; в планктоне водоемов поймы р. Пясины, 31 VII 1969, единично — часто, а в двух озерах — в массовом количестве с образованием цист; в тундровых водоемах на правом коренном берегу р. Пясины, VII 1969, IX 1970, единично.

9. *Dinobryon divergens* Imhof.

Var. *divergens* — Колонии раскидистые, домики 40—50 мкм дл., 7.5—10 мкм шир. В планктоне р. Пясины, VII 1968, VII—VIII 1969, IX 1970

в количестве 0.5—1.3 тыс. клеток/л воды; в водоемах поймы р. Пясины, VIII—IX 1968, единично, иногда часто.

Var. *angulatum* (Seligo) Brunnth. — Домики 42—50 мкм дл., с одновершинными углами на боках. В планктоне р. Пясины у пос. Тарея, 5 IX 1968, VII—VIII 1969, 17 IX 1970, единично — редко; в планктоне водоемов поймы р. Пясины, 5 IX 1968, единично, иногда часто.

Var. *schauinslandii* (Lemm.) Brunnth. — Домики 40—45 мкм дл., 7.5 мкм шир. (табл. II, *8*). — В планктоне водоемов поймы р. Пясины, 5 IX 1968, единично — редко.

10. *Dinobryon annulatum* Hilliard et Asmund. — Колонии тесно скученные, домики 17.5—25 мкм дл., 7.5—10 мкм шир., цилиндрические, с конусовидно заостроенным или тупо обрезанным задним концом. Стенки домиков волнистые, желто-бурые. На окрашенных экземплярах часто хорошо заметны поперечные полосы. Цисты округлые, 12.5 мк в диаметре, с отверстием, направленным внутрь домика. Стадией цистирования обычно охвачено большинство клеток колонии (табл. II, *13*). В планктоне р. Пясины у пос. Тарея, IX 1968, единично; в планктоне и среди мхов в заболоченных водоемах поймы р. Пясины, 3 VIII 1968, единично; в озерах и малых заболоченных водоемах правобережья р. Пясины, VII—VIII 1968, 1970, часто.

Обнаруженные на Таймыре колонии этого вида соответствуют его описанию из сфагновых водоемов Аляски (Hilliard a. Asmund, 1963). Вид близок к *D. sertularia*, с которым он часто отмечался в пробах, но отличается меньшими размерами и более цилиндрической формой домиков.

ЛИТЕРАТУРА

Грезе В. Н. (1942). Планктон реки Пясины. Зоол. ж., 21, 4. — Грезе В. Н. (1957). Основные черты гидробиологии озера Таймыр. Тр. Всес. гидробиол. общ. АН СССР, 8. — Матвиенко А. М. (1954). Золотистые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР, 3. — Матвієнко О. М. (1965). Визначник прісноводних водоростей Української РСР, III, ч. 1 — Hilliard D. K. a. B. Asmund. (1963). Studies on *Chrysophyceae* from some ponds and lakes in Alaska. II. Notes on the genera *Dinobryon*, *Hyalobryon* and *Epipyxis* with descriptions of new species. Hydrobiologia, 22. — Pascher A. (1913). *Chrysomonadinae*. Süssw.-Fl., 2. — Starmach K. (1968). *Chrysophyta*, 1 — *Chrysophyceae*. Flora Słodkowodna Polski, 5.

Центральный Сибирский ботанический сад
Сибирского отделения Академии наук СССР,
г. Новосибирск.

Получено 10 V 1973.

УДК 582.545.2 : 56 (116.2) (47+57)

М. П. Долуденко

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ЛИСТЬЕВ РОДА *SPHENOZAMITES* В ВЕРХНЕЙ ЮРЕ СССР

M. P. DOLUDENKO. FIRST OCCURENCE OF LEAVES OF THE GENUS *SPHENOZAMITES* IN UPPER JURASSIC DEPOSITS OF THE U. S. S. R.

Описано морфологическое и эпидермальное строение двух верхнеюрских видов *Sphenozamites*. Один был описан ранее Турутановой-Кетовой как *Otozamites sphenozamioides*, второй вид *S. vachrameevii* — новый. Излагается история изучения этого рода и приводится диагноз рода, составленный Уэсли.

Название *Sphenozamites* впервые было предложено Броньяром (Brongniart, 1849) для подрода рода *Otozamites* Braun. В качестве примера этого подрода им был приведен *Otozamites beanii* (Lindley et Hutton) Brongniart. Эндрюс же (Andrews, 1970 : 201) автором рода *Sphenozamites* считает Миквела (Miquel, 1851 : 210), который типовым видом этого рода также считает *Cyclopteris beanii* (Lindley a. Hutton, 1831—1833 : 127, табл. 44) из юры Йоркшира. Таким образом, оба автора за типовой вид берут *Otozamites beanii*, который является типичным *Otozamites* (Wesley, 1958 : 21; Harris, 1969 : 12—16). Тем самым, строго говоря, название *Sphenozamites*, как не имеющее типового вида, должно быть отвергнуто. Однако род *Sphenozamites* впоследствии признавался и обсуждался в работах Шимпера (Schimper, 1870—1872), Сапорта (Saporta, 1875), Дзиньо (Zigno, 1873—1885), Сьюорда (Seward, 1904, 1917), Линелла (Linell, 1932) и др. Родственные связи этого рода не были установлены, лишь в 1932 г. Линелл переизучил листья *S. tener* Compter из кейпера; эпидермальные и морфологические признаки указывали на их сходство с цикадовыми, в частности с *Nilssoniales*. У других видов *Sphenozamites* строение эпидермиса не было известно.

В 1958 г. вышла работа Уэсли (Wesly, 1958), в которой описано морфологическое и эпидермальное строение листьев двух видов *Sphenozamites* из нижнеюрских (домерских) отложений Италии: *S. rossii* и *S. geylerianus*, установленных ранее Дзиньо (1868). У обоих видов было изучено строение эпидермиса и оказалось, что оно беннеттитового типа. Сравнение *Sphenozamites rossii* и *S. geylerianus* с *S. tenera* показало, что они имеют не только разное строение эпидермиса, но также отличаются от последнего и морфологически.

Поскольку вид *S. rossii* был установлен Дзиньо в 1868 г., а *S. tener* Комптером (Compter, 1883) позже, Уэсли, опираясь на правило приоритета родовых определений, предложил в качестве типового вида рода *Sphenozamites* вид *S. rossii* Zigno, для которого известна и эпидермальная и морфологическая характеристика. Для листьев же типа *S. tener* он установил новый род *Apoldia* (по названию типового местонахождения) с типовым видом *Apoldia tener* (Compter) Wesley. Так как диагноз рода *Sphenozamites* опубликован Уэсли в очень редкой работе (Wesley, 1958), мы повторяем его здесь.

Листья перистые, суживающиеся к основанию и верхушке, без терминального перышка. Стержень толстый, вальковатый или почти вальковатый, продольноструйчатый. Сегменты чередующиеся, отдельные (редкие), асимметричные, от округлых до ланцетно-серповидных, чаще скошенноромбовидные, прикрепляются под острым углом по бокам стержня и никогда не покрывают его. Основания перышек книзу клиновидно суженные, никогда не имеют ушка. Верхушки перышек тупые или заостренные, края цельные, извилистые с зубчиками или колючками. Жилки многочисленные, тонкие, дихотомирующие, радиально расходящиеся к краям и верхушке; большинство наружных акроскопических жилок параллельно базальному акроскопическому краю пера.

На верхнем эпидермисе перышка жилки не обозначены. Эпидермальные клетки изодиаметричные, полигональные или четырехугольные; антиклинальные стенки изогнуты в петлевидные складки: устьица отсутствуют. Нижний эпидермис с довольно хорошо очерченными устьичными полосами (лежащими между жилками) и безустьичными полосами (лежащими под жилками), за исключением участков близ края листовой пластинки, где устьица отсутствуют. Устьичные полосы не погруженные, состоят из довольно хорошо ограниченных рядов устьиц, разделенных обычными клетками эпидермиса. Устьичные ряды не погруженные. Эпидермальные клетки прямоугольные или неправильные четырехугольные, обычно собранные в ряды; антиклинальные стенки изогнуты в петлевидные складки; некоторые клетки представляют собой основания волосков. Большинство устьиц ориентировано поперечно. Замыкающие клетки погружены в неглубокую ямку, образованную двумя латеральными побочными клетками; побочные клетки с папиллами или без них; у замыкающих клеток кутинизированы верхние и наружные стенки.

Типовой вид: *S. rossii* Zigno, Италия, лейас, домер.

Далее Уэсли дает критический обзор известных в настоящее время видов рода *Sphenozamites*. Достоверные виды этого рода (по Wesley,

1958 : 21—26) известны в Европе в юрских отложениях: в нижней юре Италии — *S. rossii* Zigno и *S. geylerianus* Zigno; в средней юре Англии — *S. undulatus* (Sternberg) Schimper, *S. bellii* Seward; в верхней юре Франции — *S. latifolius* (Brongn.) Sap., *S. brongniartii* Sap., *S. rossii* Zigno. В триасе США известны находки *S. rogersianus* Fontaine. И, наконец, из нижней перми Испании описан вид *S. rochei* Renault, очень сходный с *S. geylerianus*, но имеющий хотя и клиновидное основание сегментов, но с низбегающим базископическим краем. По мнению Уэсли, это важный признак, однако до проведения эпидермального исследования листьев *S. rochei* он не может считаться достаточным, чтобы отделить палеозойскую форму *Sphenozamites* от мезозойских. В то же время он отмечает, что Сьюорд и Линелл признают *S. rochei* типичным *Sphenozamites*. К списку Уэсли мы можем добавить только *Sphenozamites* sp. из лейаса Китая (Sze, 1949) и *Sphenozamites* sp. из нижнего мела Южного Приморья (Красилов, 1967).

Что касается *S. latifolius*, то Бараль, изучивший строение эпидермиса этого вида, относит его к роду *Apoldia* (Barale, 1970, табл. IX, фиг. 1—10).

Таким образом, число находок отпечатков листьев этого рода, особенно с фитолеймой, во всем мире очень невелико, поэтому каждая новая находка листьев этого рода представляет собой значительный интерес. В нашей коллекции имеется два вида *Sphenozamites* с хорошо сохранившейся фитолеймой: один из верхней юры Казахстана, другой из келловейских отложений окрестностей г. Краснодара. Описание их приводится ниже.

РОД *SPHENOZAMITES* (BRONGNIART, 1849) MIQUEL, 1851

Sphenozamites sphenozamioides (Tur.-Ket.) Doludenko comb. nov.

Табл. I, 1—6, см. вклейку

Otozamites sphenozamioides Tur.-Ket. Турутанова-Кетова, 1930 : 149, табл. V, фиг. 31, 32, 33, 34.

Описание материала. В коллекции имеется один отпечаток листа этого вида и его противоотпечаток. Стержень толстый, продольно струйчатый, шириною 5—6 мм. Сбоку, не перекрывая его, прикрепляются сегменты овальной формы с закругленной верхушкой и суженным основанием. Длина сегментов 40 мм, ширина в середине около 25 мм. Край сегментов ровный, некоторые сегменты продольно расщеплены пополам или на несколько секторов. Сегменты несколько асимметричные, однако ушек нет. Жилки очень тонкие, многочисленные (на 1 см приходится около 50 жилок), расходящиеся от основания веерообразно. Лист гипостомный. Верхний эпидермис (табл. I, *3*, *4*) состоит из квадратных и прямоугольных клеток с толстыми, сильно извилистыми антиклинальными стенками, расположенных довольно четкими параллельными рядами. Нижний эпидермис (*2*, *6*) состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос, причем первые несколько шире вторых. Безустьичные зоны состоят из трех-четырех рядов клеток. На ширину устьичных полос приходится обычно по два устьица, ориентированных поперек направления жилок. Устьица погруженные и часто прикрыты папиллами клеток, образующих устьичную ямку. Почти все клетки нижнего эпидермиса снабжены большой выпуклой папиллой.

Сравнение. По внешнему виду этот лист очень сходен с листом, описанным А. И. Турутановой-Кетовой из этого же местонахождения как *Otozamites sphenozamioides*, и отличается от него лишь более крупными размерами. Строение эпидермиса этого вида описано впервые. Турутанова-Кетова отнесла эти листья к роду *Otozamites*, указывая, что видовое название — *sphenozamioides* происходит от того, что сегменты этого вида очень напоминают сегменты *Sphenozamites*. Однако, по мнению этого автора, впечатление это обманчивое и связано с тем, что часто сегменты расщепляются вдоль, иногда до самого основания: часть сегмента по разрыву обрывается, искажая его форму. Кроме того, Турутанова-Кетова указывает, что на некоторых сегментах видны ушки (1930, табл. V, фиг. 31, 32). К сожалению, образец, принятый автором за голотип (фиг. 31, на табл. V), не сохранился, поэтому наш образец № 3332/288, изображенный на табл. I, *1—6*, следует считать неотипом. Что же касается ушек, то, на наш взгляд, на сегментах они отсутствуют. Кроме того, сегменты *Sphenozamites* прикрепляются суженным основанием сбоку стержня, не перекрывая его (см. диагноз Wesley), а сегменты *Otozamites* обычно прикрепляются сверху стержня, причем ушки перекрывают, а часто и вовсе закрывают стержень (см., например, рис. 6—24 в работе Harris, 1969). На листьях из Каратау прикрепление безусловно боковое, без перекрытия стержня.

S. sphenozamioides отличается от других видов *Sphenozamites* формой сегментов, а кроме того: от *S. rossii* — отсутствием зубцов по краям сегментов и иным строением эпидермиса; от *S. geylerianum* также иным эпидермальным строением; от *S. bellii* меньшими размерами сегментов, от *Sphenozpmites* sp. из нижнего мела Южного Приморья отсутствием зубцов на нижнем краю сегмента, не резким, а постепенным сужением сегментов книзу, тонкими жилками и толстым стержнем. Сравнение с *S. vachrameevii* дано ниже при описании этого вида.

Местонахождение. Казахстан, хр. Каратау, ур. Аулие, обр. 3332/288. Каратауская свита, верхняя юра.

Sphenozamites vachrameevii Doludenko sp. nov.

Табл. II, 1—6, см. вклейку

Описание материала. Имеется один отпечаток листа этого вида и его противоотпечаток. Стержень относительно толстый, шириною 5—6 мм, ребристый, с тонкой продольной штриховкой. Сегменты ромбовидные с острой верхушкой, ровными краями, клиновидно суженным основанием, прикрепленным к стержню сбоку и совсем не прикрывающим его. Длина сегментов около 30 мм, ширина 17—18 мм. Жилки очень тонкие, многочисленные, на 1 см приходится 40—50 жилок, расходящихся веерообразно. Лист гипостомный. Верхний эпидермис (табл. II, *5*) образован клетками с тонкими мелкоизвилистыми антиклинальными стенками. Нижний (табл. II, *4*) состоит из устьичных и безустьичных полос, причем первые почти вдвое шире последних. Клетки безустьичных полос четырехугольные или четырехугольно-округлые. Клетки устьичных полос менее правильной формы, обычно они многоугольно-округлые. Почти все клетки нижнего эпидермиса снабжены большой круглой полой папиллой. Часто встречаются, особенно на устьичных полосах, крупные округлые образования с сильно утолщенными краями, по-видимому, следы оснований трихом.

Устьица слегка погруженные, сверху прикрыты папиллами клеток, образующих устьичную ямку (табл. II, *6*). На ширину устьичной полосы приходится два-три устьица.

Сравнение. Описанный вид отличается от *S. sphenozamioides* более мелкими сегментами, ромбической, а не округлой формой последних, острой верхушкой, немного более густым жилкованием и иным строением эпидермиса. Кутикула *S. sphenozamioides* толще, чем у *S. vachrameevii*, стенки клеток и папиллы соответственно тоже толще, оснований трихом не наблюдается. От *S. rossii* наш вид отличается несколько менее крупными и менее широкими сегментами, более острыми верхушками, ровным, а не зубчатым краем сегментов, наличием крупных папилл почти на всех клетках нижнего эпидермиса и отсутствием оснований трихом. От *S. geylerianus*, имеющего ланцетные сегменты, *S. vachrameevii* отличается ромбической формой сегментов, которые почти вдвое больше по величине, чем сегменты первого вида. О строении эпидермиса *S. geylerianus* известно довольно мало, так как удалось получить лишь мельчайшие фрагменты кутикулы — отдельные клетки и устьица (Wesley, 1958, рис. 10, *C*, *Д*, *E*). Однако на побочных клетках устьиц этого вида мы не видим мощных

папилл, столь характерных для *S. vachrameevii*. Вид *S. brongniartii* Sap. (Saporta, 1875, табл. XLII, фиг. 2—4), на наш взгляд, не является полноценным видом, так как установлен он по обрывкам сегментов. Английский вид *S. bellii* Sew. (Seward, 1904, рис. 629) представлен только одним изолированным сегментом, что, конечно, затрудняет сравнение с ним. Однако очевидно, что размеры его более чем втрое превышают размер сегментов *S. vachrameevii*. К тому же листья последнего имеют ромбовидную, а не крыловидную форму, как у *S. bellii*. Жилкование *S. vachrameevii* примерно втрое более частое, чем у *S. bellii* (40—50 жилок вместо 15 у *S. bellii*). От *S. rochei* Renault (Seward, 1917, рис. 628) наш вид отличается иной формой сегментов: острой верхушкой и более резким сужением основания. *Sphenozpmites* sp. из нижнего мела Южного Приморья (Красилов, 1967, табл. XLIII, фиг. 4, 5) отличается от *S. vachrameevii* очень узким стержнем, более узкими сегментами, постепенно суживающимся книзу нижним зубчатым краем сегментов и довольно толстыми жилками.

Местонахождение: Окрестности г. Краснодара, скв. В-38, гл. 785.5—789.8 м, обр. 3325/112, келловей.

ЛИТЕРАТУРА

Красилов В. А. (1967). Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. — Турутанова-Кетова А. И. (1930). Юрская флора хребта Каратау. Тр. Геол. музея АН СССР, 6. — Andrews H. N. (1970). Index of generic names of fossil plants, 1820—1965. U. S. Geol. Survey Bull., 1300. — Barale G. (1970). Contribution à l'étude de la flore Jurassique de France: la paleoflore du gesiment Kimmeridgien de Creys (Isere). Tac. Sci. Univ. Lyon, № 506. — Brongniart A. (1849). Tableau des Genres de Vegetaux Fossiles. — Compter G. (1883). Zur fossilen Flora der Lettenkohle Thüringens. Zeitschr. Naturwissensch., 56. — Harris T. M. (1969). The Yorkshire Jurassic flora. III. *Bennettitales*. — Lindley J., W. Hutton. (1831—1833). The fossil flora of Great Britain, I. — Linell T. (1932). Zur Morphologie und Systematik Triassischer Cycadophyten. I. Die gattungen *Sphenozamites* Brongn. Svensk Bot. Tidskz., XXVI. — Miquel F. A. W. (1851). Over de rangschikking der fossiele *Cycadeae*. Wiss. natuurk. wetensch., Amsterdam, Tijdshr., 4. — Saporta G. (1875). Plantes Jurassiques — Cycadees. Pal. Franc. 2e Ser., Vegetaux, II. — Schimper W. P. (1870—1872). Traite de Paleontologie Vegetale, II. — Seward A. C. (1904). The Jurassic flora. 2. Liassic and Oolitic Floras of England. Brit. Mus. Cat. Mesozoic Plants. — Seward A. C. (1917). Fossil plants III. *Pteridospermae*, *Cycadofilices*, *Cordaitales*, *Cycadophyta*. — Sze H. (1949). Die mesozoische Flora aus Hsiangchi Kohlen Serie in Westhupeh. Palaeontol. sinica, ser. A, 2. — Wesley A. (1958). Contributions to the knowledge of the flora of the Grey Limestones of Veneto: Part II. A revision of the flora fossilis formationis Ooliticae of de Zigno. — Zigno A. (1868). Descripzione di alcune cicadeacee fossili rinvenute hell'Oolite delle Ai Venete. Atti R. Ist. Ven. Sc. L. A., Ser. 3, XIII. — Zigno A. (1873—1885). Flora fossilis formationis Oolithicae, II.

Геологический институт
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 1 XII 1972.

УДК 581.8 : 581.45 : 582.796

А. С. Дариев и А. А. Абдуллаев

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЧЕРЕШКА ЛИСТЬЕВ У ВИДОВ *GOSSYPIYM* L. И ВИДОВ *THESPESIA* SOLAND. ET CORR. *(MALVACEAE)*

A. S. DARIEV AND A. A. ABDULLAEV. ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAF STALK IN SPECIES OF *GOSSYPIUM* L. AND OF *THESPESIA* SOLAND. ET KORR. (*MALVACEAE*)

В работе приводятся данные об анатомическом строении черешка, листа и спермодермы 21 вида *Gossypium* и 5 видов (спермодермы — только у двух видов) *Thespesia*. У большинства видов установлено наличие прямой корреляции между типом пластинки листа и текстуры проводящей системы черешка. С точки зрения сравнительной анатомии и морфологии рассмотрены некоторые вопросы филогении и внутриродовой систематики, выявлена возможность включения двух видов хлопчатника в род *Thespesia* и исключения одного вида из последнего. *Gossypium raimondii* Ulbr. рассматривается как наиболее вероятный представитель новосветских видов, участвовавший в возникновении полиплоидных хлопчатников. *G. tricuspidatum* трактуется как подвид или форма *G. hirsutum*.

Современная классификация *Gossypium* и *Thespesia* базируется главным образом на данных морфологии. Ранее отмечалась (Козо-Полянский, 1950; Тахтаджян, 1966) необходимость использования при построении филогенетических систем анатомических признаков, отличающихся значительной консервативностью. Отсутствие единого взгляда на структуру обсуждаемых родов (Edlin, 1935; Hutchinson, 1947, 1959; Mayep, 1954; Fryxell, 1965a, б, 1968; Константинов, 1967) побудило нас применить анатомический метод исследования.

Работы авторов, занимавшихся изучением анатомического строения вегетативных органов *Malvaceae* (Plitt, 1886; Webber, 1938; Metcalfe a. Chalk, 1965), носили описательный характер и не использовались для решения вопросов таксономии.

Мы исследовали строение узла, черешка и семенной кожуры следующих видов *Gossypium*[1]: подрод *Karpas* Raf. секция *Integrifolia* Tod. (дикие диплоиды Нового Света) — *G. davidsonii* Kell., *G. klotzschianum* Anderss., *G. raimondii* Ulbr., *G. trilobum* Skov., *G. harknessii* Brandg., *G. armourianum* Kearn. *G. lobatum* Gentry; секция *Magnibracteolata* Tod. (полиплоиды Нового Света) — *G. hirsutum* L., *G. tricuspidatum* Lam., *G. barbadense* L., *G. tomentosum* Nutt. et Seem.; подрод *Gossypium* Tod. (виды Старого Света): секция *Indica* — *G. herbaceum* L., *G. arboreum* L., *G. anomalum* Wawra et Peyr.; секция *Pseudopambak* Prokh. — *G. stocksii* Mast., подрод *Sturtia* Tod. (австралийские виды); секция *Hibiscoidea* Tod. — *G. sturtii* F. Müll., *G. robinsonii* F. Müll., *G. australe* F. Müll., *G. bickii* Prokh.; секция *Thespesiastra* Tod. — *G. thespesioides* (Benth.) F. Müll., *G. flaviflorum* (F. Müll.) Tod.

Строение черешка изучено у *Thespesia*[2] *populnea* Soland., *Th. danis* Oliv., *Th. lampas* Dalz. et Gib., *Th. grandiflora* DC., *Th. campylosiphon* (Turcz.) Rolfe, строение семенной кожуры у *Th. lampas* и *Th. danis*. Для работы использовались живые растения из коллекций Института экспериментальной биологии растений АН УзССР, Института селекции и семеноводства хлопчатника, Среднеазиатской опытной станции ВИРа. Представители секции *Thespesiastra* рода *Gossypium* и 3 вида рода *Thespesia* изучены по гербарным материалам из Гербария Ботанического института АН СССР. Поперечные срезы в 5—8-кратной повторности делались в средней части черешка зрелых листьев, так как именно в этой части структура их наиболее константна. Изготовлены микрофотографии и схематические рисунки.

Результаты исследования

Общими для представителей исследуемых родов являются: трехпучковый трехлакунный листовой след, наличие многослойной колленхимы и лубяных волокон (первичной флоэмы) над флоэмой проводящих пучков, отделяющей их от коровой паренхимы, а также наличие в мезофилле листа и в периферической зоне (в субэпидермальных слоях) черешка госсиполовых (коричневых) железок. Лишь у *Thespesia campylosiphon* нам не удалось обнаружить эти железки во всех органах растения. Как черешки, так и листья растений исследуемых родов опушены различными типами волосков — простыми одно-, двулучевыми или звездчатыми (виды хлопчатника), звездчатыми и пельтатными (*Thespesia*).

Под эпидермальным слоем находятся 1—2 (реже 3) слоя хлорофиллоносных клеток, затем — многослойная (4—6 слоев) колленхима; между последней и лубяными волокнами расположены 3—5 слоев тонкостенных паренхимных клеток.

Для видов *Thespesia* характерны слизевые вместилища, расположенные в паренхиме черешка и мезофилле листа. У хлопчатника таковые свойственны лишь двум австралийским видам — *G. thespesioides* и *G. flaviflorum*.

[1] По системе Мауера (1954).
[2] По системе Хатчинсона (Hutchinson, 1947).

Что касается формы и строения черешка, то в пределах изучаемых родов они довольно разнообразны. У большинства видов очертание поперечного сечения черешка округлое или округло-овальное, реже — продолговато-овальное.

Проводящая система может образовывать сплошное кольцо или бывает разбита на отдельные пучки, число которых у полудиких и культивируемых форм полиплоидных видов хлопчатника в основном 8, у диких же форм — 4, за исключением *G. raimondii*, проводящая система которого состоит из 6—8 пучков (рис. 2, *б*). В роде *Thespesia* число проводящих пучков различно у отдельных видов — от 4 до 12. Сплошное кольцо может быть «настоящим» (рис. 1, *а*, *б*; 3, *а*, *б*) или «ложным», когда отдельные проводящие пучки соединены полосами одревесневшей паренхимы (рис. 1, *е*; 2, *в*; 3, *г*, см. вклейку).

Несмотря на то что некоторые виды хлопчатника и рода *Thespesia* имеют диморфные листья (цельные и в какой-то степени лопастные), изучение растений одного и того же вида из различных коллекций показало удивительное постоянство строения проводящей системы черешка в пределах вида или группы видов. Имеющиеся некоторые различия относятся прежде всего к размерам проводящих пучков и степени одревеснения механической ткани.

Центральная паренхима черешка обычно однородна, хотя некоторые клетки ее часто содержат темно-коричневатое вещество. Лишь у *Gossypium thespesioides*, *G. flaviflorum* и у некоторых видов *Thespesia* в сердцевине, как и в паренхимной части, имеются крупные слизевые вместилища (рис. 1, *а*, *б*; 3, *а*, *г*).

Для большинства видов исследуемых родов свойственны перимедуллярные влагалища, окружающие протоксилемную часть пучков со стороны сердцевины; они состоят из более мелких клеток одревесневшей паренхимы. У видов хлопчатника секции *Thespesiastra* и большинства видов *Thespesia* клетки эти по размерам, толщине стенок и окраске почти не отличаются от клеток лубяных волокон.

Обсуждение

Наиболее существенным признаком организации черешка является тип проводящей системы. На основании полученных нами данных и данных литературы можно предположить, что основным направлением структурной эволюции черешка исследуемых родов является дезинтеграция кольца проводящей ткани, начиная от сплошного замкнутого кольца и кончая полной разобщенностью проводящих пучков.

Наиболее примитивным типом строения черешка для данных родов в таком случае следует считать замкнутое расположение проводящей системы. Такое строение, по мнению многих авторов (Анели, 1960, 1962; Туманян, 1963; Зубкова, 1965; Архарова и Зубкова, 1969), в большинстве случаев является более примитивным по сравнению с пучковым, дискретным типом. В пользу этой точки зрения говорит и тот факт, что у исследуемых родов настоящее кольцевое расположение проводящей системы имеют черешки видов с простыми цельными листьями, которые считаются наиболее примитивными (Тахтаджян, 1966).

Наиболее продвинутым типом является дискретный, когда отдельные проводящие пучки погружены в толщу паренхимной ткани. Ложное кольцо в этом отношении представляет промежуточный тип. У исследованного нами материала настоящее кольцо встречается у 5 видов, ложное — у 9 и, наконец, дискретный тип представлен у 12 видов.

К наиболее примитивным видам хлопчатника по данному признаку в соответствии с вышеупомянутой точкой зрения следует отнести представителей подрода *Sturtia*. Проводящая система двух видов этого подрода — *G. thespesioides* и *G. flaviflorum* — представлена настоящим кольцом (рис. 1, *а*, *б*), у других — ложным (рис. 4, *в*). Первые два вида с простыми и цельнокрайными листьями округлой или округло-яйцевидной формы, другие — с простыми, цельнокрайными продолговато-яйцевидной формы или слабо трехлопастными листьями. Подрод *Gossypium* (старосветская группа хлопчатника) характеризуется наиболее продвинутым типом строения черешка, это в наибольшей степени относится к культивируемым видам Старого Света — *G. herbaceum* и *G. arboreum* (рис. 2, *а*). Лишь у *G. anomalum* проводящие пучки образуют почти ложное кольцо, т. е. этот вид является более примитивным по сравнению с другими изученными представителями данного подрода. Это подтверждает мнение Хатчинсона (1962), который считает *G. anomalum* наиболее примитивным среди видов хлопчатника Старого Света.

Как и у австралийской группы, у большинства видов хлопчатника Старого Света типу строения черешка соответствует тип пластинки листа — все виды с рассеченными, пальчато-лопастными листьями, которые с точки зрения филогении являются продвинутыми.

Разумеется, схема эволюции рода не представляет собой «лестницы видов». В пределах более крупного подрода (новосветская группа видов) нами отмечено большое разнообразие признаков, которые хорошо выявляются, несмотря на относительную ограниченность материала, которым мы располагаем. Здесь изменчивость признаков почти так же велика, как у рода в целом. Это подтверждает данные Ф. М. Мауера (1954) и А. А. Абдуллаева и М. В. Омельченко (1966) о гетерогенности (отдельных видов) и полиморфности этого подрода.

В подроде *Karpas* наиболее примитивен по строению черешка *G. armourianum*, у которого сплошное кольцо проводящей системы соответствует примитивному типу пластинки листа — простому, цельнокрайнему листу округло-дельтовидной формы. У *G. harknessii* проводящие пучки образуют ложное кольцо, листья его простые или очень слабо («зачаточно» по выражению Мауера) лопастные. У *G. trilobum*, *G. hirsutum*, *G. tricuspidatum*, *G. barbadense* и *G. tomentosum* пластинка листа, рассеченная на 3—7 (часто на 3—5) лопастей, с пучковым строением черешка.

Таким образом, у большинства видов хлопчатника имеет место прямая связь между типом пластинки листа и строением черешка. Однако такая корреляция наблюдается не у всех видов. Например, листья у *G. lobatum*, как и у старосветского вида *G. anomalum*, 3—5-лопастные, в то время как строение черешка — промежуточного типа (рис. 2, *в*); у *G. davidsonii*, *G. klotzschianum* и *G. raimondii* листья простые, цельнокрайные, но строение черешка дискретное (рис. 2, *б*). Подобное явление, по-видимому, объясняется тем, что эволюция структуры черешка хлопчатника не всегда шла параллельно с эволюцией других признаков листьев. Поэтому вполне естественно, что в отдельных случаях внутри рода (или даже подрода) можно обнаружить различные типы организации черешка, независимо от типа листа. Тем не менее, не преувеличивая значения данных анатомического строения черешка родов *Gossypium* и *Thespesia*, можно сказать, что анализ, основанный на признаках более устойчивых, чем некоторые признаки внешней морфологии, в определенной степени может пролить свет на характер эволюционных изменений внутри той или иной группы и тем самым поможет уточнить выводы, основанные на морфологических данных.

Исследуя материал, мы обнаружили некоторые виды из подрода *Karpas*, принадлежащие к секциям с различными хромосомными наборами, с идентичным строением черешка. Разумеется, это тождество в строении черешка отнюдь не означает, что данные виды были описаны необоснованно, поскольку они могут отличаться друг от друга иными признаками своей организации. Однако можно предположить, что в данном случае идентичность строения черешка говорит скорее об их генетическом родстве. Такими видами являются *G. raimondii* из новосветских хлопчатников с набором хромосом 2n=26, единственный представитель изучаемых диких видов и форм хлопчатника, проводящая система которого состоит из 7—8 пучков (реже из 6) и с семенами, имеющими на себе более длинные (чем у других диких видов) волоски (до 15 мм), а также *G. hirsutum*, *G. tricuspidatum*,

G. barbadense (из этой же группы хлопчатников) с набором хромосом 2n=52, проводящая система рудеральных и культивируемых форм которых состоит также из 8 (реже 9—11) пучков. Подобное сходство подтверждает предположение большинства исследователей рода *Gossypium* (Skovstred, 1937; Harland, 1939; Beasley a. Brown, 1942; Hutchinson и др., 1945а, б; Hutchinson, 1959; Saunders, 1961; Fryxell, 1965; Константинов, 1967) о том, что многохромосомные (2n=52) виды современных хлопчатников являются аллополиплоидами, возникшими в результате естественного скрещивания новосветского (подрод *Karpas*) и старосветского (подрод *Gossypium*) диплоидных (2n=26) видов. По их мнению, основанному на данных комплексного исследования, этими видами могли быть из старосветских хлопчатников *G. herbaceum* subsp. *africanum* (из генома А) и из новосветских — *G. raimondii* (из генома Д).

Обращает на себя внимание чрезвычайное сходство по форме и строению черешка *G. hirsutum* и *G. tricuspidatum*. Проводящая система полудиких и культивируемых форм, как было отмечено выше, состоит из 8 пучков, где 4 крупных чередуются с мелкими пучками. Проводящая же система исконно диких форм названных видов состоит в основном из 4 крупных пучков. Все ныне известные дикие и культивируемые формы сходны также и по внешней морфологии. В связи с этим мы, вслед за Хатчинсоном (1947, 1959) и П. М. Жуковским (1964), считаем, что *G. tricuspidatum* не самостоятельный вид, а является скорее всего подвидом или даже формой *G. hirsutum*.

Что касается рода *Thespesia*, то среди исследуемых нами видов наиболее продвинутыми по типу строения черешка являются *Th. populnea* и *Th. lampas*, так как проводящая система черешка у этих видов пучкового типа, хотя полосы межпучковой паренхимы имеют тенденцию к слабому одревеснению. Различаются эти 2 вида друг от друга лишь по числу пучков и типу пластинки листа: у первого вида число проводящих пучков 4, листья простые, цельнокрайные, остроконечные, сердцевидные, реже — сверху слегка 3-лопастные, у другого вида пучков 8, реже 6 (рис. 3, *в*), листья в большинстве случаев широко 3-лопастные.

Черешки у *Th. grandiflora* имеют 8—12 проводящих пучков, образующих ложное кольцо (рис. 3, *г*), вид характеризуется рядом черт, отличающих его от других видов *Thespesia*, это деревья до 15 м выс. с более крупными (18—20×20 см) листьями, опушенными пельтатными волосками, в то время как другие виды рода — кустарники, опушенные звездчатыми волосками или теми и другими одновременно. Интересно отметить, что в результате исследования рода *Thespesia* и ряда других родов *Malvaceae*, Говард (Goward, 1949) заключает, что данный вид относится к роду *Montezuma* Sesse.

Среди изучаемых видов *Thespesia* наиболее примитивными следует считать *Th. campylosiphon* и *Th. danis*, так как проводящая система черешка у них состоит из сплошного кольца (рис. 3, *а*, *б*). О примитивности этих видов говорит и тот факт, что пластинки их листьев простые (от яйцевидной до продолговатой формы у *Th. campylosiphon* и широкоовальная — у *Th. danis*).

Следует отметить, что *Th. campylosiphon* имеет ряд особенностей в строении черешка и листа, которые резко отличают его от других видов обоих родов и ставят под сомнение его принадлежность к роду *Thespesia*. Это прежде всего отсутствие коричневых (госсиполовых) железок не только в зародыше, но и в паренхиме черешка и мезофилле листа, наличие которых является наследственным признаком (радикалом по термину Н. И. Вавилова) для всех видов хлопчатника и близких ему родов. Еще Алефельд (Alefeld 1861) на основании наличия этих железок в семядолях объединил роды *Gossypium*, *Thespesia* и *Cienfuegosia* в трибу *Gossypiidae*. В последнее время Фрикселем (Fryxell, 1968) были обнаружены госсиполовые железки в семенах еще у 5 небольших родственных хлопчатнику родов, которые объединены в трибу *Gossypieae*. Характерной чертой *Th. campilosiphon* является также наличие дополнительных пучков внутри кольца проводящей системы черешка (рис. 3, *а*), по-видимому, генетически связанных с основной системой. Данный вид является единственным видом среди *Gossypium* и *Thespesia*, у которого имеются листья как с пальчатым, так и с перистым жилкованием. Кроме того, у этого вида наблюдается только парацитный тип устьичного аппарата, который считается наиболее примитивным типом (Тахтаджян, 1966), в то время как у других видов наряду с парацитным встречается и анизоцитный тип (около 15—30% от общего числа устьичных аппаратов) или переходный между пара- и анизоцитным типами. Таким образом, вышеперечисленные признаки ставят его в обособленное положение не только в роде *Thespesia*, но и во всей трибе *Gossypieae*. Поэтому, в согласии с Хатчинсоном (1947) и Борсумом Ваалькесом (Borssum Waalkes, 1966), *Th. campylosiphon* должен скорее рассматриваться вне рода *Thespesia*. Вопрос о систематическом положении данного вида может быть решен лишь после изучения представителей трибы *Hibisceae*, особенно ее полиморфного рода *Hibiscus* L.

Как было сказано выше, наряду с анатомическим строением черешка и листа нами изучено также строение спермодермы.

В литературе имеется ряд работ (Guignard, 1893; Reeves, 1932, 1935; Власова, 1960), посвященных строению и развитию кожуры семени хлопчатника. Авторами этих работ исследовано строение спермодермы у 8 видов и показано удивительное сходство ее структуры у отдельных видов. Полученные нами данные о строении спермодермы ранее не изученных видов подтверждают вывод о единообразии ее структуры в роде *Gossypium*. Однако почти нет литературных данных по строению семенной кожуры у видов рода *Thespesia*. Лишь в работе Ривса (Reeves, 1936) имеются некоторые сведения о том, что наружная оболочка семян у растений трибы *Gossypieae* состоит из многих слоев, а у растений трибы *Hibisceae* — из двух.

Сравнение анатомического строения спермодермы показывает, что, несмотря на общий план строения, *Gossypium* и *Thespesia* различаются по форме и величине клеток наружного эпидермиса и числу рядов пигментного слоя наружного интегумента.

Форма семени хлопчатника довольно однообразная — грушевидная или в виде перевернутого конуса. Строение его кожуры у различных видов весьма сходно. Это хорошо показано в работах Ривса (1936) и Власовой (1960) на примере строения спермодермы у 8 видов. Изучение спермодермы других, ранее не изученных видов подтверждает единообразие ее строения у всех видов *Gossypium*.

Рассмотрим более подробно строение наружного интегумента (особенно его наружного эпидермального, так называемого «волоскообразующего» слоя), так как в строении этой части спермодермы заключается основное анатомическое отличие *Thespesia* от хлопчатника. На поперечном срезе семенной кожуры у видов хлопчатника наружный эпидермис имеет крупные, в основном четырехугольные клетки (рис. 4, *1*, *2*). Стенки клеток сильно утолщенные, целлюлозные, хорошо заметна их слоистость. Полости клеток содержат коричневый пигмент. Клетки, образующие волоски, при рассматривании с поверхности имеют вид круглых углублений, размеры которых в 10—20 раз меньше размеров окружающих собственно-эпидермальных клеток (рис. 4, *2*). Эпидермис имеет редкие устьица.

Наружный пигментный слой состоит из 3 рядов сдавленных паренхимных клеток, с пигментированным содержимым и одревесневшими стенками, размеры которых всегда меньше размеров клеток эпидермального слоя (рис. 4, *3*, *пс*).

Кристаллоносный слой одно-, реже — двухрядный, клетки имеют четырехугольную, несколько вытянутую по вертикали или квадратную форму с утолщенными и одревесневшими стенками (рис. 4, *3*, *кс*), их размеры также меньше размеров клеток наружного эпидермиса, а иногда и клеток пигментного слоя.

В отличие от хлопчатника семена изучаемых видов *Thespesia* неодинаковой формы: у *Th. lampas* — грушевидные, с заостренным микропиляр-

ным концом (как у хлопчатника), у *Th. danis* — неправильно почковидные. У первого вида волоски возникают, как у большинства диких хлопчатников, лишь на микропилярном конце в виде подпушка, у второго вида — по всей поверхности семени в виде коротких мелких волосков (вернее — выростов), напоминающих простые одноклеточные волоски листа некоторых диких видов хлопчатника.

На поперечном срезе кожуры семени у *Th. lampas* наружный эпидермис наружного интегумента имеет продолговатые, слабо четырехугольные клетки (рис. 4, *3*, *эп*) и с поверхности семени — вытянутые и извилистые

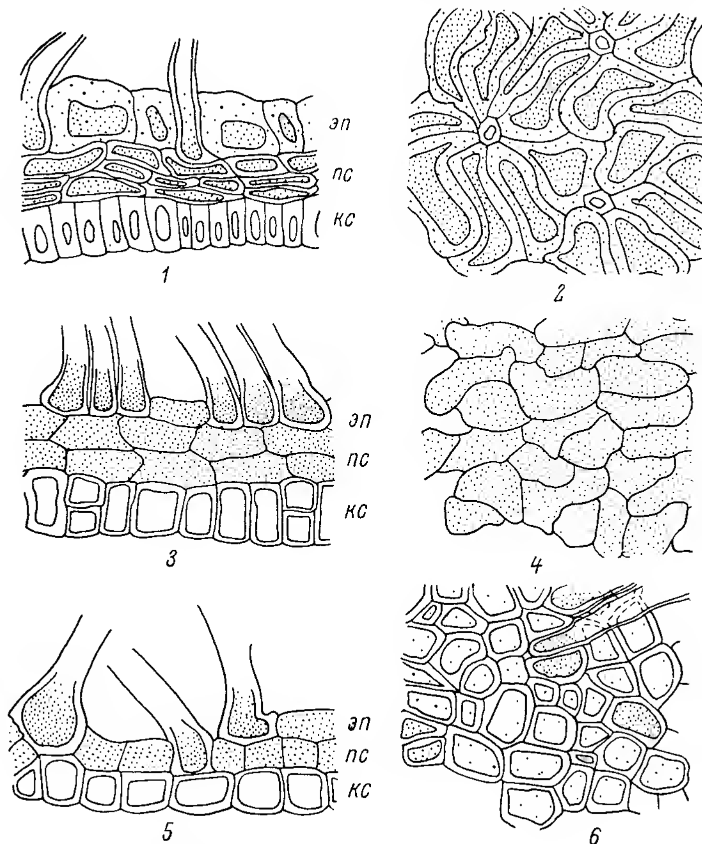


Рис. 4. Анатомическое строение кожуры семени у некоторых видов *Gossypium* и *Thespesia*.

1 — поперечный срез кожуры семени у *G. bickii*; *2* — тот же объект, вид сверху; *3* — поперечный срез микропилярного конца спермодермы кожуры семени у *Th. lampas*; *4* — тот же объект, вид сверху (центральная часть); *5* — поперечный срез кожуры семени у *Th. danis*; *6* — тот же объект, вид сверху.

(*4*) с тонкими стенками. У *Th. danis*, в отличие от *Th. lampas*, на поперечном срезе эти клетки четырехугольной или квадратной (*5*, *эп*) формы, при рассматривании с поверхности — многоугольной, с утолщенными стенками без слоистости (*6*). Полости клеток эпидермиса того и другого вида, подобно клеткам пигментного слоя, наполнены густым темно-коричневым веществом. Клетки, образующие волоски как на поперечном срезе, так и в плане, не отличаются от других эпидермальных клеток ни по форме, ни по размерам (*3*, *5*, *6*), в то время как у хлопчатника они резко отличаются от других клеток.

Наружный пигментный слой состоит из одного (у *Th. danis*) или двух (у *Th. lampas*) рядов слегка сдавленных тонкостенных паренхимных клеток с темно-коричневым пигментным содержимым. Клетки данного слоя не отличаются по форме и размерам от клеток наружного эпидермиса (*3* и *5*, *пс*).

Кристаллоносный слой (внутренний эпидермис наружного интегумента) состоит из одного, реже из двух рядов клеток, форма которых в большинстве случаев четырехугольная, с менее, чем у хлопчатника, утолщенными и одревесневшими стенками. Этот слой является наиболее крупноклетным по сравнению с другими слоями (*3* и *5*, *кс*), в то время как у хлопчатника наиболее крупноклетным является наружный эпидермальный слой (*1*, *эп*).

Таким образом, общими в строении спермодермы хлопчатника и *Thespesia* являются многослойность наружного интегумента и образование волосков из клеток наружного эпидермиса, отличаются же исследуемые роды числом слоев наружного интегумента, формой и размерами их клеток.

Обобщая вышеприведенные данные, а также данные, почерпнутые из литературы, можно заключить, что для родов *Gossypium* и *Thespesia* характерна политекстурность их черешка, которая свидетельствует о длительной эволюции этого признака у данных родов.

По типу пластинки листа и строению проводящей системы его черешка наиболее примитивным представляется подрод *Sturtia* (виды Австралии); подрод *Gossypium* (виды Старого Света) по этим признакам является наиболее продвинутым, а подрод *Karpas* (виды Нового Света) занимает промежуточное положение между первыми двумя подродами.

На основании наличия большого числа крупных слизевых вместилищ в мезофилле листа и паренхиме черешка, а также чрезвычайно редких (по сравнению с другими видами) устьиц на верхней эпидерме листа (Дариев, 1971), *G. thespesioides* и *G. flaviflorum*, в соответствии с мнением Фрикселя (1965а), правильнее исключить из рода *Gossypium* и рассматривать в составе рода *Thespesia*. По строению черешка наиболее вероятным представителем новосветских хлопчатников, принявшим участие в возникновении полиплоидных видов, следует считать вид типа *G. raimondii*.

Среди изученных видов *Thespesia* наиболее примитивными являются *Th. campylosiphon* и *Th. danis*, продвинутыми — *Th. lampas* и *Th. populnea*; *Th. grandiflora* занимает промежуточное положение. По типу устьичного аппарата, пластинки листа и строения его черешка, а также отсутствию коричневых (госсиполовых) железок, *Th. campylosiphon* следует рассматривать не только вне рода *Thespesia*, но и вне трибы *Gossypieae* вообще. По форме семени и типу пластинки листа *Th. lampas* является видом, наиболее близким к хлопчатнику, а *Th. danis* (по этим же признакам) — наиболее отдаленным. Многослойность наружного интегумента спермодермы и возникновение волосков из клеток наружного эпидермиса у *Gossypium* и *Thespesia*, как и наличие госсиполовых железок в их органах, свидетельствуют об их систематической близости.

ЛИТЕРАТУРА

Абдуллаев А. А. и М. В. Омельченко. (1966). Формообразование хлопчатника. — Анели Н. А. (1960). Материалы к филогении сем. *Rutaceae*. Сб. тр. Тбилисск. н.-и. хим.-фарм. инст., 9. — Анели Н. А. (1962). Анатомия проводящей системы побега и систематика растений. Автореф. дисс. — Архарова К. Б. и И. Г. Зубкова. (1969). Анатомическое строение черешка в сем. *Berberidaceae* Juss. Бот. ж., 54, 1. — Власова Н. А. (1960). Строение семенной кожуры разных видов хлопчатника. Хлопчатник, 3. — Дариев А. С. (1971). Сравнительно-анатомическое исследование трибы *Hibisceae* L. 1. Строение листа некоторых видов рода *Gossypium* L. Бот. ж., 56, 6. — Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. — Зубкова И. Г. (1965). Анатомическое строение в сем. *Vitaceae* Juss., его таксономическое и эволюционное значение. Бот. ж., 50, 11. — Константинов Н. Н. (1967). Морфолого-физиологические основы онтогенеза и филогенеза хлопчатника. — Мауер Ф. М. (1954). Происхождение и систематика хлопчатника. Хлопчатник, 1. — Мокеева Е. А. (1960). Морфология и анатомия хлопчатника. Хлопчатник, 3. — Тахтаджян А. Л. (1966). Систематика и филогения цветковых растений. — Туманян С. А. (1963). Анатомия листа двудольных и ее значение для систематики. ИАН АрмССР, 16, 11. — Alefeld F. J. C. (1861). Über die Stellung der Gattung *Gossypium* und mehrer anderer. Bot. Zeit., 19. — Beasley J. O.

a. M. S. Brown. (1942). Asynaptic *Gossypium* plants and their polyploids. J. Agric. Res., 65. — Borssum Waalkes J. van. (1966). Malesian *Malvaceae* revised. Blumea, 14. — Edlin H. L. (1935). A critical revision of certain taxonomic groups of the *Malvales*. New Phytol., 34. — Fryxell P. A. (1965a). A revision of the australian species of *Gossypium* with observations on the occurence of *Thespesia* in Australia. Austral. J. Bot., 13. — Fryxell P. A. (1965б). Stages in the evolution of *Gossypium*. Adv. Frontiers Plant Sci., 10. — Fryxell P. A. (1968). A redefinition of the tribe *Gossypieae*. Bot. Gaz., 129, 4. — Goward R. (1949). *Atkinsia* gen. nov., *Tehespesia* and related Westindian genera of the *Malvaceae*. Bull. Torrey Bot. Club, 76, 2. — Guignard L. (1893). Recherches sur le developpement de la graine et on particulier du integument. J. Bot., 8. — Harland S. C. (1939). The history of the evolution of the cultivated cottons of New world. An Primaire Reuniao Sul. Amer. Bot., 1. — Hutchinson J. B. (1947). Notes on the classification and distribution of genera related to *Gossypium*. New Phytol., 34. — Hutchinson J. B. (1959). The application of genetics to cotton improvement. — Hutchinson J. B. (1962). The history and relationship of the worlds cottons. Endeav., 21, 81. — Hutchinson J. B., S. G. Stephens a. K. S. Dodds. (1945a). The seed hairs of *Gossypium*. Ann. Bot., n. s., 9. — Hutchinson J. B., S. G. Stephens a. R. A. Silow. (1945б). Evolution and domestication of cotton. Genetics, 30. — Metcalfe C. R. a. L. Chalk. (1965). Anatomy of the Dicotyledons, 1. — Plitt C. (1886). Beiträge zur Vergleichenden. Diss., 2 (20). — Reeves R. G. (1935). Origin of the fringe tissue of the cotton seeds. Bot. Gaz., 97, 1. — Reeves R. G. (1936). Comparative anatomy of the seeds of cottons and other Malvaceous plants. II. *Hibisceae*. Amer. J. Bot., 3, 23. — Reeves R. G. a. C. C. Valle. (1932). Anatomy and microchemistry of the cotton seeds. Bot. Gaz., 93, 3. — Saunders I. H. (1961). The wild species of *Gossypium* and their evolution history. — Skovsted A. (1937). Cytological studies cotton. IV. Chromosome conjugation in interspecific hibrids. J. Genet., 34. — Webber J. E. (1938). Anatomy of the leaf and stem of *Gossypium*. J. Agric. Res., 57, 4.

Получено 20 VIII 1972.

УДК (012) : 581.44

И. А. Грудзинская

ОБ ОСНОВНЫХ ТИПАХ ВЕТВЛЕНИЯ (КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ)

I. A. GRUDZINSKAYA. ON THE MAIN TYPES OF RAMIFICATION (CRITICAL NOTES)

В последнее время резко повысился интерес морфологов к проблеме ветвления, вышло много работ, посвященных как общим, так и частным вопросам ветвления, вновь объектом обсуждения стала классификация ветвлений, нередки попытки пересмотреть те или иные положения классической концепции.

В этом сообщении мы не предполагаем дать детальный разбор современного состояния проблемы и лишь хотим обратить внимание на некоторые недочеты в освещении основных типов ветвления в ряде современных ботанических руководств, в том числе и в широко распространенных учебниках ботаники для вузов.

Согласно классическим представлениям, у высших растений существуют две основные системы побегов: дихокладий и голокладий и соответственно два основных типа ветвления: дихотомическое и боковое (Goebel, 1928; Troll, 1937, 1954, 1959). При дихотомии непосредственно делится сама апикальная часть верхушечной меристемы, в результате чего возникают два новых апекса. Этот тип ветвления не связан непосредственно с образованием листовых органов.

Боковое ветвление возникает ниже апикальной части верхушечной меристемы, ветви формируются, как правило, в пазухах примордиев. Боковое ветвление осуществляется, не прерывая роста, не останавливая органообразующей деятельности апикальной зоны верхушечной меристемы. В пределах дихотомического ветвления выделяют равновильчатое (изотомное) и неравновильчатое (анизотомное) ветвление. В типе бокового ветвления — моноподиальное и симподиальное ветвление.

Эта классификация — результат длительных разработок и критического анализа представлений и понятий о ветвлении (Goebel, 1928; Troll, 1937, 1954, 1959) — в настоящее время принята большинством морфологов. В отечественных учебных пособиях этих взглядов придерживается И. Г. Серебряков (1952, 1962), А. Л. Тахтаджян (1954) и ряд других авторов.

Однако во многих руководствах и учебниках для вузов даны иные понятия, изложение основных типов ветвления у высших растений не связывается с представлениями о системе побегов, практически не дается классификация ветвлений и лишь характеризуются отдельные их типы.

В Большой Советской Энциклопедии (1971 : 351) и в учебниках ботаники (1958 г. под редакцией Н. А. Комарницкого; в 1966 г. под редакцией Л. В. Кудряшова) типы ветвления сводятся к двум основным: дихотомическому и моноподиальному (моноподий), понятие «боковое ветвление» не используется в этих работах. Из текста учебника, редактированного Кудряшовым (стр. 225), ясно, что «моноподий» понимается широко и моноподиальное ветвление по смыслу отождествляется с боковым. Однако эта точка зрения не выдержана до конца и приведенные на следующих страницах примеры и схемы (стр. 226, рис. 194 и стр. 227) убеждают, что в данном случае авторы, говоря о моноподиальном ветвлении, имеют в виду современное более узкое его понимание в смысле Тролля (Troll, 1937, 1959, и др.). Это вносящее путаницу использование понятия «моноподиальное ветвление» в двух различных значениях имеет истоки вековой давности.

В классификации Сакса, разработанной 100 лет назад (Sachs, 1873), выделены две основные системы побегов: 1) дихотомическая, возникающая в результате дихотомического ветвления, и 2) моноподиально закладывающаяся система, которой свойственно боковое или моноподиальное ветвление. Понятия «моноподиальное» и «боковое» ветвления у Сакса являются синонимами.

Сакс указывал также, что в процессе бокового ветвления ветви закладываются ниже апекса, как боковые образования на продолжающей рост верхней части побега. Для всех боковых образований этот растущий материнский (осевой) побег является общим (единым) основным отрезком (Fußtück), поэтому и называется «моноподий» (Sachs, 1873 : 162). Далее Сакс подчеркивал, что понятие «моноподий» может применяться только к процессу заложения ветвей (Anlage), к первой стадии ветвления, «к системе ветвления в состоянии почки» (стр. 162). Из этих определений Сакса становится очевидным, что, в отличие от современных взглядов, его понятие «моноподий» применялось не к конкретной сформированной системе побегов, а лишь к характерному для всех разновидностей бокового ветвления осевому (материнскому) побегу, находящемуся в стадии заложения новых ветвей.

Время показало, что употребление термина «моноподий» в том общем смысле, какой придал ему Сакс, неоправданно, хотя бы потому, что другие, сходные по звучанию термины (симподий, дихоподий, трихоподий) применялись в ином объеме, их использовали как названия конкретных форм бокового и дихотомического ветвления. Допущенное исключение для термина «моноподий» не могло не привести к путанице и усложнению понимания общей классификации ветвления, на что указывал и Тролль (1937). Учитывая все это, логичней было оставить название моноподий за определенной системой побегов, а моноподиальное ветвление лишь за одним из видов бокового ветвления, что в свое время и было сделано (Velonovsky, 1907; Goebel, 1928; Troll, 1937), а сейчас принято большинством зарубежных и отечественных авторов. В цитированных выше современных учебных руководствах авторы остановились на полпути, используя понятие «моноподиальное ветвление» и в общем и в частном значении.

Еще более своеобразно понимается ими симподиальное ветвление. Рассматривая одну из его наиболее характерных форм — дихазий — вне пределов симподиального ветвления, авторы указанных руководств объединяют под названием симподиальное ветвление и форму дихотомического (неравновильчатую дихотомию) и форму бокового ветвления.

Аналогичные представления критиковали еще исследователи прошлого века и особенно Сакс (Sachs, 1873), который подчеркивал, что по сформированной системе побегов не всегда можно судить, в результате какого типа ветвления она возникла, поскольку дихотомически ветвящаяся система может выглядеть как моноподиальная и наоборот. Но и Сакс, и большинство его современников всегда указывали на принципиальное различие бокового и дихотомического ветвления и на генетическую неоднородность этих лишь внешне сходных систем побегов.

В руководствах большинства старых авторов от издания к изданию прослеживается переход от использования одних и тех же терминов для обозначения форм дихотомического и бокового ветвления, к применению обособляющих эпитетов («ложный» и пр.) и, наконец, к отказу от использования одних и тех же названий для характеристики конвергентных форм бокового и дихотомического ветвлений. Так, например, характерную форму бокового ветвления, внешне неотличимую от равновильчатой дихотомии, эти авторы называли ложной дихотомией (Sachs, 1873; Бекетов, 1897; Goebel, 1928, и др.), двойным симподием (Кузнецов, 1914) или дихазием (Sachs, 1873; Velenovsky, 1907, и др.). И, наоборот, неравновильчатую дихотомию, имеющую вид возникшего в результате бокового ветвления симподия, называли симподиальной дихотомией (Sachs, 1873), дихотомическим симподием или дихоподием (Velenovsky, 1905), впоследствии они и вовсе отказались от использования терминов «симподий» и «моноподий» вне пределов бокового типа ветвления.

В противоположность этому авторы разбираемых современных руководств до сих пор называют симподием принципиально различные системы побегов: и дихотомическую систему селагинеллы (неравновильчатую дихотомию или дихоподий в современном понимании), и возникший в результате бокового ветвления типичный симподий вяза, липы и пр. (Комарницкий, 1958; Кудряшов, 1966; Генкель и Кудряшов, 1964; БСЭ, 1971, т. 3).

Считая, что симподиальное ветвление «могло развиться из дихотомии и из моноподия» (Кудряшов, 1966, 1 : 226; БСЭ, 1971, 3 : 351), авторы в подтверждение этого приводят схему, озаглавленную: «переход от дихотомического ветвления к симподиальному» (Комарницкий, 1958 : 226, рис. 197; Жуковский, 1964 : 16, рис. 4; Кудряшов, 1966, I : 227, рис. 196; Bumbura и др., 1967 : 46, рис. 13, и др.).

Однако согласно современным представлениям эта схема не имеет отношения к симподиальному ветвлению и лишь показывает переход от равновильчатой (изотомной) к неравновильчатой (анизотомной) дихотомии или к дихоподию.

В свете развития терминологии ветвлений можно считать шагом назад введение терминов «pseudomonopodium» для обозначения разновидности анизотомной дихотомии и «pseudodichopodium» для формы моноподиального ветвления, предложенных в справочном томе морфологической терминологии флоры Словакии (Dostal и др., 1966). Вряд ли целесообразно также, например, рассматривать в качестве разных конкретных типов «симподий» (Dostal и др., 1966, I, табл. 46, рис. 1) и «монохазиальный симподий» (там же, табл. 46, рис. 3), а также «дихазий» (табл. 46, рис. 4) и «дихазиальный симподий» (табл. 46, рис. 5). То же можно сказать и о терминах в типе дихотомического ветвления.

Несколько слов о «количестве» основных типов ветвления. Во многих ботанических руководствах, как уже указывалось, основными типами ветвления признаются два: дихотомическое и боковое (Тахтаджян, 1954; Серебряков, 1962, и др.), дихотомическое и моноподиальное (Кудряшов, 1966; БСЭ, 1971, и др.), моноподиальное и симподиальное (Лейсле, 1966) и в этом случае дихотомическое рассматривается как основной первоначальный тип. Нередко основными признаются три типа: дихотомическое, моноподиальное и симподиальное (Жебрак, 1959; Хржановский и др., 1963) или авторы рассматривают «на-равных» три и даже четыре типа ветвления, в последнем случае к трем предыдущим типам присоединяют еще и ложнодихотомическое или дихазиальное ветвление (Богданов, 1950;

Генкель и Кудряшов, 1964; Жуковский, 1964; Исаин и Юрцев, 1966). Признание трех-четырех типов ветвлений основными ставит различия между ними на одну ступень, с чем нельзя согласиться, поскольку эти типы неравноценны и относятся к понятиям разных рангов (см. также Петров, 1967).

Дихотомическое и боковое ветвления характеризуют сам процесс ветвления — порядок и место заложения новых ветвей, это и есть основные типы ветвления. Понятия «равновильчатое», «неравновильчатое», «моноподиальное», «симподиальное» ниже рангом и в значительной степени условны, так как характеризуют не сам процесс ветвления, а лишь способы реализации уже заложенных ветвей, т. е. способ их дальнейшего развития. У моноподиальных растений ось растения является непосредственным продолжением главной оси, развитие ее идет в основном за счет побегов, возникающих из терминальных почек. У симподиальных же ось растения (и его ветвей) образуется за счет боковых побегов разных порядков, возникающих из пазушных почек в результате замены (перевершинивания) ими старой оси.

В пределах симподиального ветвления выделение монохазиальной, дихазиальной и плейохазиальной форм основано на числе ветвей (побегов), возникающих в каждом узле. В пределах моноподиального ветвления также могут быть выделены аналогичные формы. Возникающие при этом системы побегов могут быть отнесены к формам с очередным, супротивным и мутовчатым расположением ветвей.

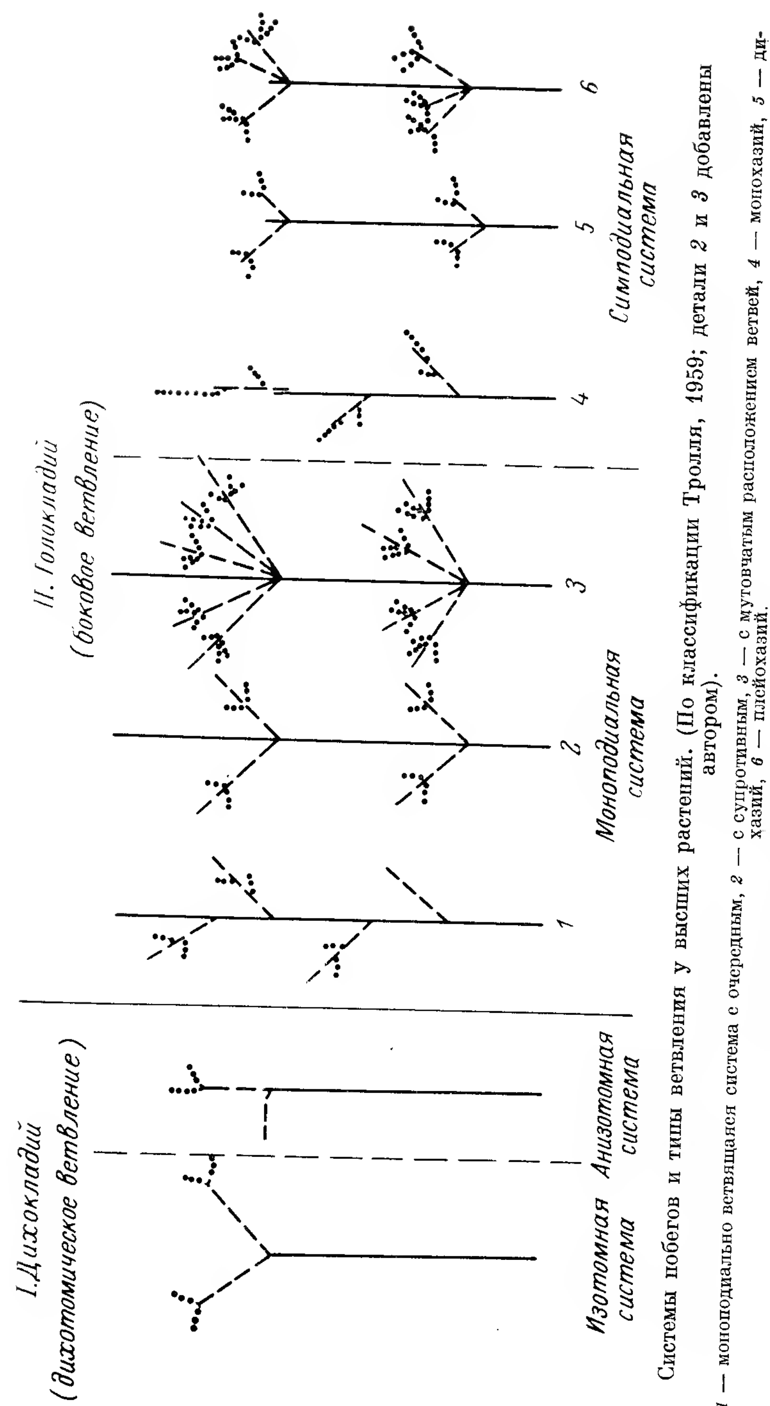
Все перечисленные типы ветвлений (системы побегов) и их соподчинение изображены схематически (см. рисунок) на основании классификации, данной Троллем (1959).

Методы современных микроскопических исследований дали возможность более детально изучить начальные стадии ветвления и внести коррективы в сложившиеся представления. Однако эти поправки не столь существенны, чтобы поколебать основные построения классической концепции, а иногда и совсем не новы.

Сейчас усиленно дискутируется вопрос о разграничении бокового и дихотомического типов ветвления. Действительно, иногда трудно решить, отнести ли данный тип ветвления к дихотомии или к боковому типу. Это происходит, когда апекс ветвится не строго пополам. При этом у разных растений степень неодинаковости этих частей может быть весьма различной. Вероятно, можно составить ряд постепенных переходов от деления апекса на равные части (дихотомия), до отделения от него бугорков пазушной меристемы (боковое ветвление). Иначе говоря, отчленение пазушной меристемы от апекса тоже можно рассматривать в какой-то степени как крайний вариант деления апекса на две (предельно неравные) части. Это положение, однако, обсуждалось классиками (Goebel, 1928), и трудности разграничения основных типов ветвления у ряда растений были известны.

И все же наличие переходных, трудно классифицируемых форм не умаляет различий между дихотомическим и боковым типами ветвления ни по существу, ни по распространению среди высших растений (Greguss, 1968; Tomlinson, и др., 1970; Tomlinson, 1971, и др.).

В последнее время много нового в области проблем ветвления дала французская школа морфологов, наиболее плодотворно работающая в этом направлении. Ее представитель Буньон (Bugnon, 1971), подтвердив различие между дихотомическим (терминальным) и боковым ветвлением, выделил третий основной тип, названный им ветвлением путем расщепления (resolutive). В этом случае «неорганизованная» меристематическая масса (протокорм) образует один или несколько очагов ветвления, каждый со своей полярностью (образование ползучих ветвей у *Psilotum*, соцветия-завитка у *Petunia* и пр.). Эту своеобразную форму, возможно, следует противопоставить основным типам как специфическую, развивающуюся из «неорганизованной» меристемы, возможно, ее надо рассматривать в пределах бокового ветвления как связанную с явлениями пролепсиса; следует



Системы побегов и типы ветвления у высших растений. (По классификации Тролля, 1959; детали 2 и 3 добавлены автором).

1 — моноподиально ветвящаяся система с очередными, *2* — с супротивными, *3* — с мутовчатым расположением ветвей, *4* — монохазий, *5* — дихазий, *6* — плейохазий.

ли ее выделять как основной тип наряду с дихотомией и боковым ветвлением — пока вопрос дискуссионный.

Формы, внешне сходные с разобранными типами ветвления у высших растений, могут возникать у организмов разного уровня развития (а также и в неорганическом мире, например ветвление прожилок у минералов, ветвление морозных узоров и пр.). Образование форм ветвления даже в пределах царства растений может быть результатом деятельности разных органов и систем — разных процессов.

Ветвление у некоторых одноклеточных водорослей достигается за счет выростов, минуя процесс деления. Аналогичные формы у других низших растений возникают в результате деления одной—нескольких клеток; сложно ветвящиеся формы могут быть следствием своеобразного распределения особей в колонии. Ветвление у высших растений, как уже говорилось, связано с деятельностью меристематической ткани и т. д.

Учитывая различия в генезисе этих лишь внешне сходных форм ветвления, их конвергентность, желательно в общих ботанических руководствах обсуждать типы ветвления применительно к определенным таксономическим группам — отделам или даже классам растений.

Для высших растений классическая схема, вероятно, не единственно возможный вариант классификации ветвлений и систем побегов. Но она разработана детально и дает четкие представления. Включение в учебные руководства дискуссионных вопросов желательно, но обычно связано со значительными трудностями и требовать этого от составителей учебников не всегда целесообразно. Использование же для учебных целей классических представлений вполне оправдано и закономерно.

Дело авторов — принять ли в последующих изданиях учебных руководств классическую концепцию, или изменить ее, или дать новую классификацию. Ясным остается одно: изложение основных типов ветвления в цитированных руководствах требует доработки.

ЛИТЕРАТУРА

Бекетов А. Н. (1897). Учебник ботаники. — Богданов П. Л. (1950). Ботаника. — Большая Советская Энциклопедия. (1971). Изд. 3, 4. «Ветвление». — Генкель П. А., Л. В. Кудряшов. (1964). Ботаника. Пособие для учителей. — Жебрак А. Р. (1959). Курс ботаники. — Жуковский П. М. (1964). Ботаника. — Исаин В. Н., В. Н. Юрцев. (1966). Ботаника. (Теоретический и практический курс). — Комарницкий Н. А. ред. (1958). Ботаника, I. — Кудряшов Л. В. ред. (1966). Ботаника, I. — Кузнецов Н. И. (1914). Основы ботаники, 2. — Лейсле В. Ф. (1966). Ботаника. — Петров А. (1967). Що е моноподиално и симподиално разклоняване. Изв. Бот. инст. Бълг. АН, 17. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Хржановский В. Г., З. Д. Прянишникова, В. Н. Исаин, В. Н. Юрцев. (1963). Практический курс ботаники. — Bugnon H. F. (1971). Essai pour une characterisation des types foundamentaux de ramification chez les végétaux. Bull. Soc. Bot. France, memoires. — Bumbura M., V. Jaudzeme, E. Muizaraja, A. Petersone. (1967). Augu morphologija un anatomija. — Dostal J., J. Futak, F. A. Novak. (1966). Flora Slovenska, I. — Goebel K. (1928). Organographie der Pflanzen, I. — Greguss P. (1968). Dichotomous branching of monocotyledonous trees. Phytomorphology, 18, 4. — Sachs J. (1873). Lehrbuch der Botanik. — Tomlinson P. B. (1971). The shoot apex and its dichotomous branching in the *Nipa* palm. Ann. Bot., 35, 141. — Tomlinson P. B., M. H. Zimmermann, P. G. Simpson. (1970). Pseudodichotomous branching of monocotyledonous trees. Phytomorphology, 20, 1. — Troll W. (1937). Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, I, 1. — Troll W. (1954). Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, I. — Troll W. (1959). Allgemeine Botanik. — Velenovsky J. (1905—1907). Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I (1905), II (1957).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 11 IX 1973.

УДК 581.41 : «712.4» : 633.872

Г. П. Белостоков

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КУСТОВИДНОГО ПОДРОСТА *QUERCUS PEDUNCULATA* EHRH. *(FAGACEAE)*

G. P. BELOSTOKOV. MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF THE BUSH-LIKE SEEDLINGS OF *QUERCUS PEDUNCULATA* EHRH. (*FAGACEAE*)

В статье рассматривается влияние полога взрослых деревьев на формирование органов и общего габитуса кустовидного подроста *Quercus pedunculata*. Проводится мысль, что структурные изменения отражают приспособительные возможности данного вида. Отмечается, что структурная перестройка молодых деревьев часто принимает патологический характер в данных фитоценотических условиях.

К настоящему времени сложились две точки зрения, пытающиеся по-разному объяснить угнетенное состояние подроста древесных растений под пологом леса. Одна из них видит причину угнетения в недостатке света (Эдельштейн, 1905; Яхонтов, 1909; Алексеев, 1957; Гар и Гулидова, 1960, и др.), а другая — в конкурирующем действии корней старых деревьев (Морозов, 1900; Тольский, 1905; Флоринский, 1916, и др.). В. Г. Карпов в своих исследованиях (1966 и др.) развивает оба эти представления, подчеркивая большое значение фитоценотических и консортивных связей в морфогенезе древесных растений.

Если экологические и физиологические особенности подроста древесных растений получили освещение в литературе, то этого нельзя сказать в отношении изучения его структуры. Имеются лишь немногие работы о строении очень угнетенного подроста дуба, получившего название «торчкового» (Юницкий, 1927; Иващенко, 1939; Пятницкий, 1949; Карпов, 1956; Серебряков, 1962). До недавнего времени возрастная фаза «подрост» разделялась исследователями на 2 отдельные более мелкие фазы «подроста» и «жердняка» (Кравчинский, 1905; Тальман, 1952; Соловьев, 1954, и др.). И. Г. Серебряков (1962) различает у ювенильных древесных растений 2 возрастные фазы: кустовидную и древовидную. Однако он не дает определения кустовидной фазы подроста и не рассматривает основные пути его морфогенеза.

Под кустовидным подростом мы понимаем возрастную фазу в морфогенезе ювенильных древесных растений, характеризующуюся началом ветвления главного побега сеянца и формированием боковых ветвей, растущих интенсивнее главной оси. Кустовидный подрост является наиболее продолжительной кардинальной переломной фазой в морфогенезе ювенильных древесных растений, изучение которых имеет большое теоретическое и практическое значение.

Методика

Структурные особенности кустовидного подроста дуба обыкновенного *Quercus pedunculata* Ehrh. были изучены нами в Жигулевском государственном заповеднике (1968—1971 гг.). Дуб произрастает в смешанных лесах, взрослые деревья в которых относятся ко второму и третьему классам бонитета. Полнота древостоя, способствующая формированию подроста, равна 0.4—0.5. Выбор растений кустовидного подроста в натуре производился в течение вегетационного периода, растения подбирались по возможности одновозрастные, развитые одинаково, в идентичных условиях рельефа, почвы, увлажнения, освещения и т. д. Помимо этого были заложены пробные площадки по 0.25 га, на которых наблюдения проводились над модельными экземплярами кустовидного подроста. Дополнительно велись маршрутные исследования, способствовавшие обогащению сведений о структурном разнообразии подроста. В каждый сезонный

срок выкапывалось не менее 5 растений. При взятии образца учитывался возраст растения, сезонная фаза развития и отмечалось, взят ли образец со скелетной ветви или же из кроны растения. Повторность образцов 10-кратная.

Особое внимание мы уделяли изучению строения ветвей, так как они отражают основные структурные особенности кустовидного подроста. Записывался номер растения, номер выбранной для наблюдения скелетной ветви в порядке размещения ее на главной оси или многолетнем стеблевом основании; отмечалось направление опытной ветви относительно стран света и расположение ее в пространстве; анализировалось строение годичных побегов опытной ветви и характер ветвления их. Все данные о строении ветвей различных порядков записывались в таблицу. В таблице отмечались порядок ветви, ее длина (в см), количество годичных побегов и их характеристика — количество почек, состояние почек, производные органы этих почек: укороченные побеги, удлиненные побеги и ветви следующего порядка.

Результаты исследования

Ветвление главного побега сеянца — начало формирования кустовидного подроста. Ветвление начинается до или после отмирания верхушки. Образовавшиеся ветви второго порядка вначале не перерастают главную ось, которая в силу коррелятивного торможения угнетает их рост. Но под пологом леса рост главной оси побега через несколько лет замедляется. В результате проявляется новая закономерность, вытекающая из явления коррелятивного торможения и способствующая формированию кустовидного подроста. Она заключается в тенденции подроста к перераспределению интенсивности роста между ветвями различных порядков. При ослаблении роста главной оси и тем более в случае ее гибели наступает усиление роста ветвей второго порядка, перерастающих главную ось и угнетающих теперь ее рост. После ослабления роста ветвей второго порядка энергия роста переходит к ветвям третьего порядка.

Ветвление вызывает усложнение строения подроста, состоящего из годичных побегов, почек, ветвей различных порядков, парциальных кустов, систем парциальных кустов.

Кустовидный подрост дуба обыкновенного обладает разнообразными типами годичных побегов, которые закономерно развиваются в процессе морфогенеза в связи с их специализацией и разделением функций между ними. Для кустовидного подроста дуба обыкновенного свойствен следующий биологический ряд вегетативных побегов: удлиненные с ассимилирующими листьями, удлиненные с чешуевидными листьями, укороченные безрозеточные, укороченные розеточные с ассимилирующими листьями, укороченные с чешуевидными листьями.

Среди отмеченных типов удлиненные побеги с ассимилирующими листьями представляют собой основные структурообразующие органы (рис. 1, *3—5*, *14*, *15*). Наиболее часто они развиваются в верхней части кроны или в основании подроста. В основании кустовидного подроста они нередко отличаются плагиотропным направлением роста, стелются по земле или укореняются. Побегообразование кустовидного подроста дуба обыкновенного идет в двух направлениях: образование удлиненных годичных побегов преимущественно из верхушечных почек; восстановительное побегообразование, осуществляющееся главным образом спящими почками.

Укороченные побеги с ассимилирующими листьями формируются наиболее часто у растений, развитие которых протекает в неблагоприятных и неизменяющихся условиях. Размеры их колеблются в пределах 2 см. Из почек, свойственных удлиненным побегам, у них сохраняются 2—3 венечных и верхушечные. Верхушечные почки дают начало побегам следующего года, а венечные находятся в спящем состоянии (*1*, *2*).

Удлиненные побеги с чешуевидными листьями образуются из спящих почек в основании подроста. Длина их равна в среднем 12 см, они имеют до 10 узлов с чешуевидными, узкоклиновидными листьями. Основание побегов бурое, остальная часть стебля зеленая (*16*).

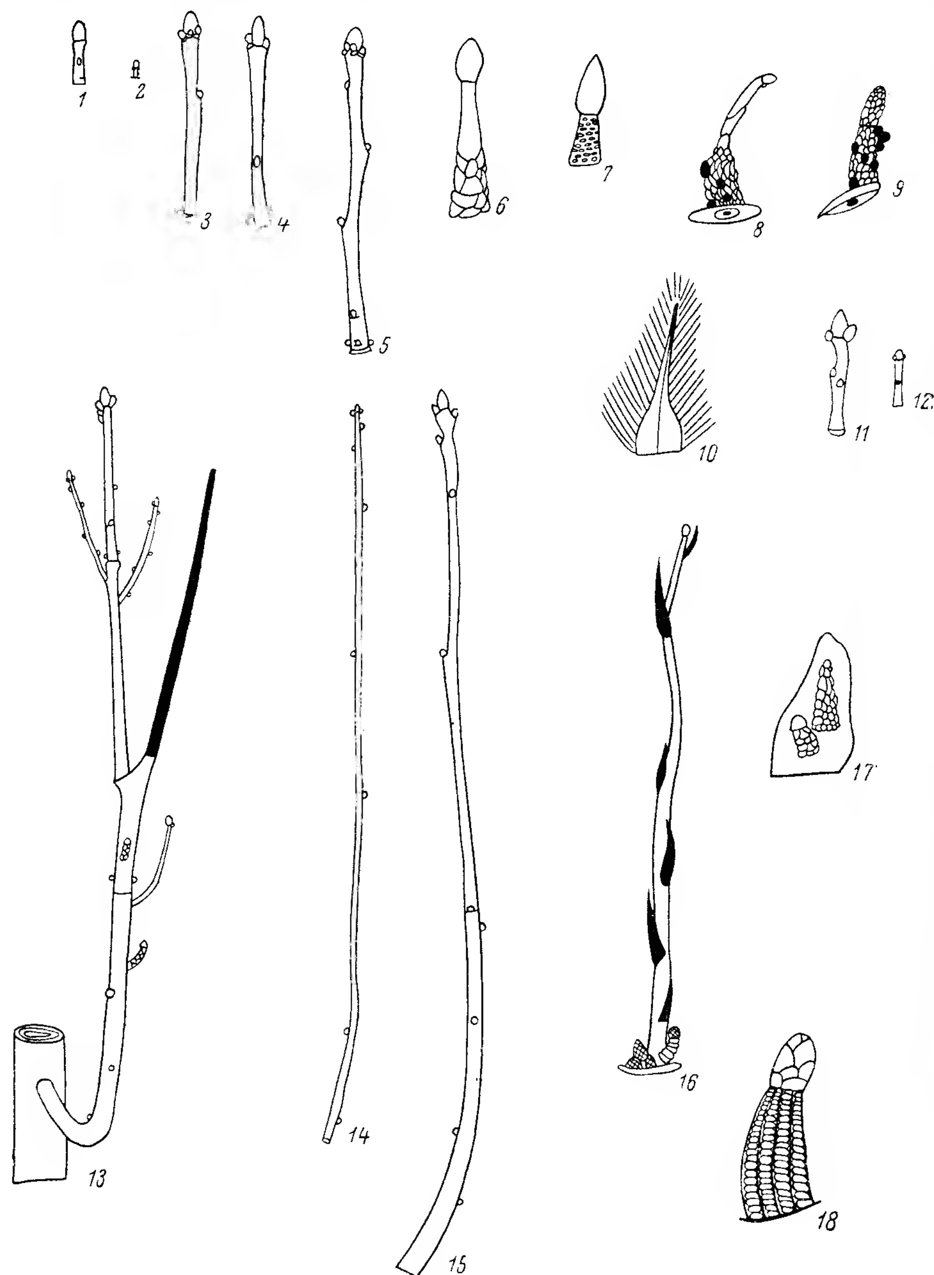


Рис. 1. Морфологическая структура годичных побегов кустовидного подроста *Quercus pedunculata*.

1, 2 — укороченные годичные побеги с ассимилирующими листьями; *3—5, 14, 15* — удлиненные годичные побеги с ассимилирующими листьями (листья удалены); *16* — удлиненный годичный побег с чешуевидными листьями; *6—9, 18* — укороченные побеги с чешуевидными листьями.

Укороченные побеги с чешуевидными листьями возникают в основании многолетних ветвей. Листовая недостаточность кустовидного подроста вызывает активизацию роста спящих почек, некоторые из них развиваются в удлиненные побеги. Они оказывают коррелятивное торможение на дальнейший рост спящих почек, находящихся около их основания.

Эти почки не прорастают в удлиненные побеги, но из них возникают укороченные побеги с чешуевидными листьями (*6—9, 18*).

Известно, что спящие почки играют важную роль в жизнедеятельности растений. Особенно большое значение они имеют в морфогенезе кустовидного подроста. У кустовидного подроста дуба обыкновенного спящие почки превосходят ростовые в количественном отношении, являясь основной формой жизненного состояния почек. Спящими становятся все почки, располагающиеся в основании подроста, ветвей, годичных побегов, реже — те, которые находятся выше основания побегов, еще реже отмечено превращение всех почек, кроме верхушечной, в спящие.

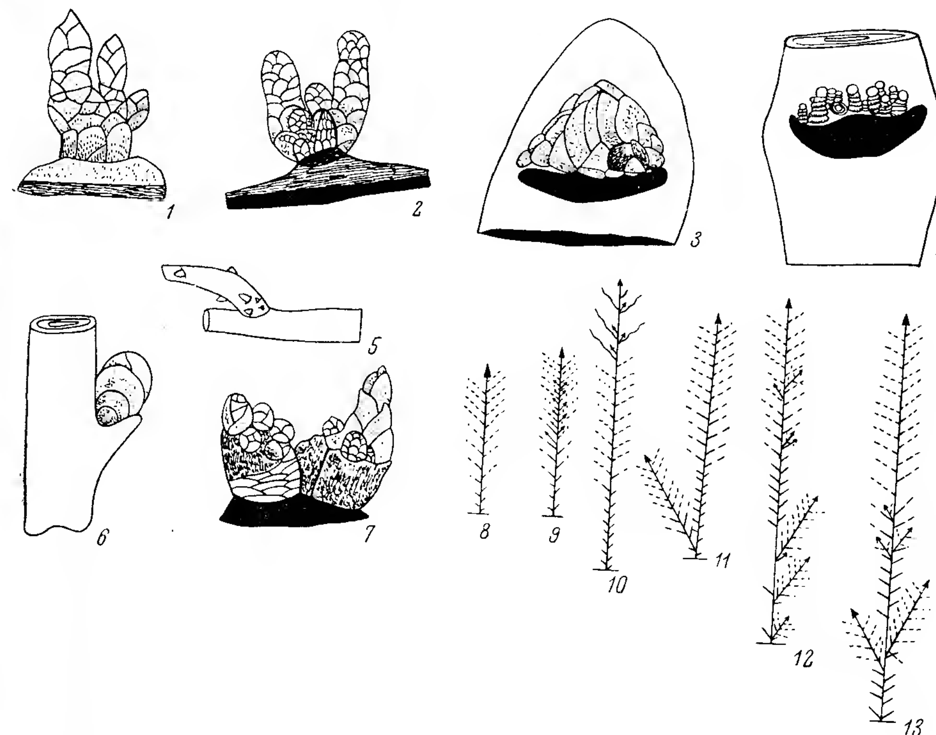


Рис. 2. Морфологическая структура спящих почек кустовидного подроста *Quercus pedunculata*.

Натуральное изображение почек: *1, 4* — тангентальное расположение почек; *2* — тангентально-радиальное расположение почек; *3* — чешуепазушная почка; *5* — расположение спящих почек в основании побега; *6* — листопазушная почка; *7* — вильчатое расположение почек. *Схематическое изображение строения спящих почек:* *8, 9* — строение двулетних почек; *10—13* — строение многолетних почек: *10* — акротонное, *11* — базитонное, *12, 13* — бази-мезотонное ветвление спящих почек.

Спящие почки ветвятся, и чем хуже условия роста (до известного предела), тем энергичнее совершается их ветвление. Наиболее интенсивно ветвятся почки, располагающиеся в основании подроста. В связи с тем, что боковые почки обычно возникают в пазухах чешуй от основания до середины почек предшествующего порядка, спящие почки характеризуются базитонным и мезотонным ветвлением (рис. 2, *4—6*). Последующие почки располагаются в основании почек предшествующего порядка определенным образом: радиально, тангентально (*1*, *4*), радиально-тангентально (*2*), вильчато (*7*).

Ветви кустовидного подроста дуба обыкновенного отличаются многообразием морфологической структуры. Она отражает большие приспособительные возможности подроста, проявляющиеся неодинаково в отдельных конкретных ситуациях. Отмечены следующие типы ветвей: неразветвленные, являющиеся многолетними побегами (рис. 3, *1—3*); ветвящиеся в верхней части главной оси (*4*); ветвящиеся по всей длине; дугообразно изогнутые с одной ортотропной ветвью следующего порядка (рис. 4, *1*); дугообразно изогнутые с несколькими ортотропными боковыми

ветвями; изогнутые зигзагообразно (*3*); ветвящиеся вильчато (рис. 3, 5, 6); торчкообразные ветви.

В начале формирования все растения кустовидного подроста имеют ясно выраженную главную ось. Такие растения мы называем одноосными. На главной оси располагается несколько ветвей второго порядка, которые достигают ее высоты или перерастают главную ось. С течением времени главная ось отмирает все ниже, пока от нее не останется одно основание с располагающимися на нем спящими почками. Из них на смену отмершей главной оси образуются новые 2—3 или больше скелетных ветвей, каждая из которых повторяет черты ее развития. Таким образом развиваются одно-, дву-, три- и многоосные формы кустовидного подроста (рис. 6).

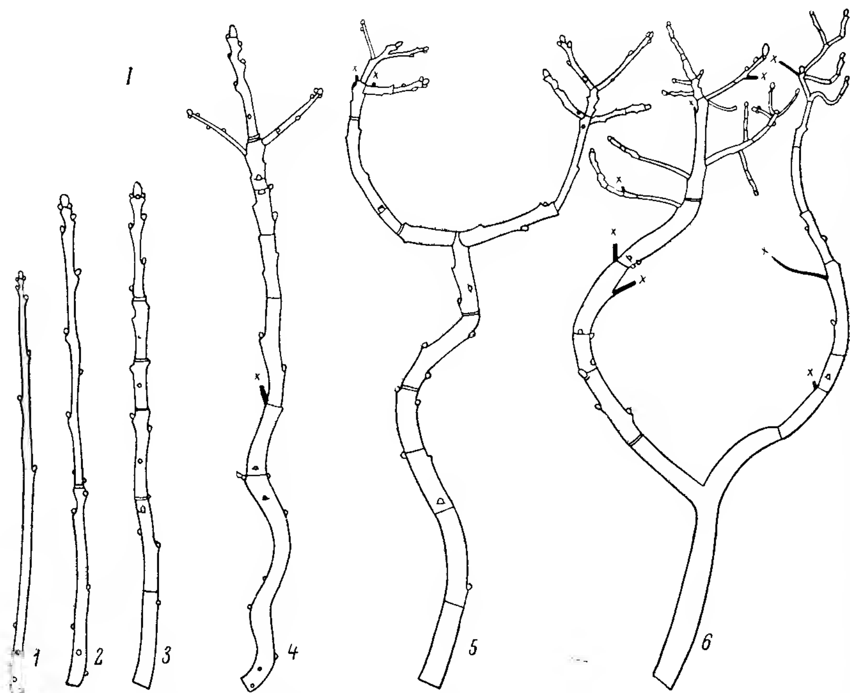


Рис. 3. Морфологическая структура ветвей кустовидного подроста *Quercus pedunculata*.

1—3 — неветвящиеся дву-, шестилетние ветви; *4* — акротонное ветвление; *5, 6* —вильчатое ветвление.

Многократное отмирание ветвей способствует образованию многолетнего стеблевого основания, располагающегося между надземной и подземной сферами кустовидного подроста. Оно состоит из живых и мертвых оснований ветвей и побегов, ветвящихся спящих почек, веточных следов. Форма его обычно округлая, но встречаются плоско-округлые и продолговатые. На нем сосредоточивается наибольшее количество спящих почек, что позволяет рассматривать многолетнее стеблевое основание как зону восстановительного побегообразования кустовидного подроста (рис. 6).

Округлая форма кроны является наиболее характерной для кустовидного подроста дуба обыкновенного. Иногда у многоосной его формы ветви второго порядка, располагающиеся по периферии многолетнего стеблевого основания, отрастают в стороны, в определенном удалении одна от другой. У такого подроста каждая ветвь имеет свою небольшую крону, формирование которой совершается в соответствии с развитием всего подроста.

Способность ветвей кустовидного подроста дуба обыкновенного к плагиотропному росту обусловливает развитие стелющейся его формы,

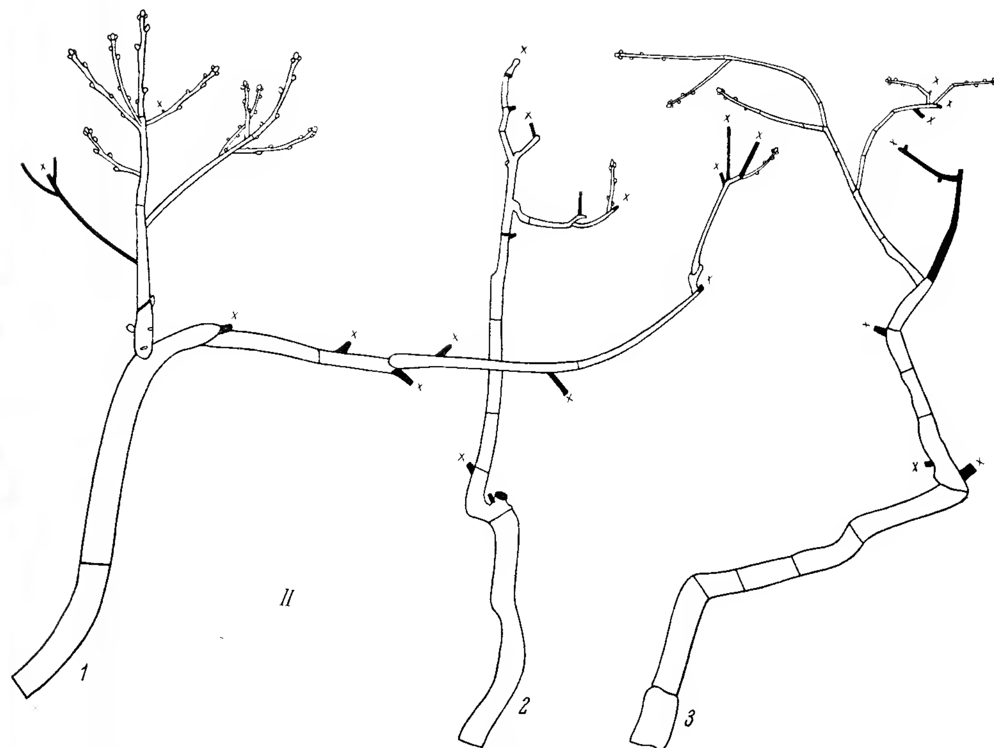


Рис. 4. Морфологическая структура ветвей кустовидного подроста *Quercus pedunculata*.

1— ортотропная ветвь, образовавшаяся на месте перехода ортотропной в плагиотропную часть ветви предыдущего порядка; *2* — слабое акротонное ветвление; *3* —зигзагообразно изогнутая ветвь.

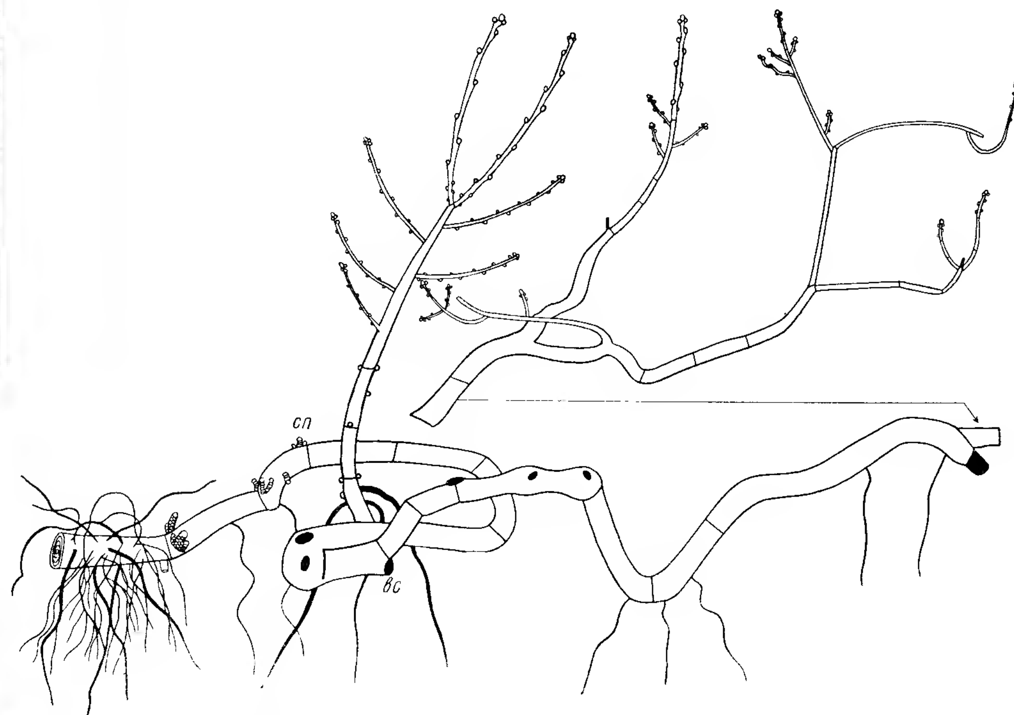


Рис. 5. Морфологическая структура корневищеподобной ветви кустовидного подроста *Quercus pedunculata*.

сп — спящие почки; *вс* — веточный след.

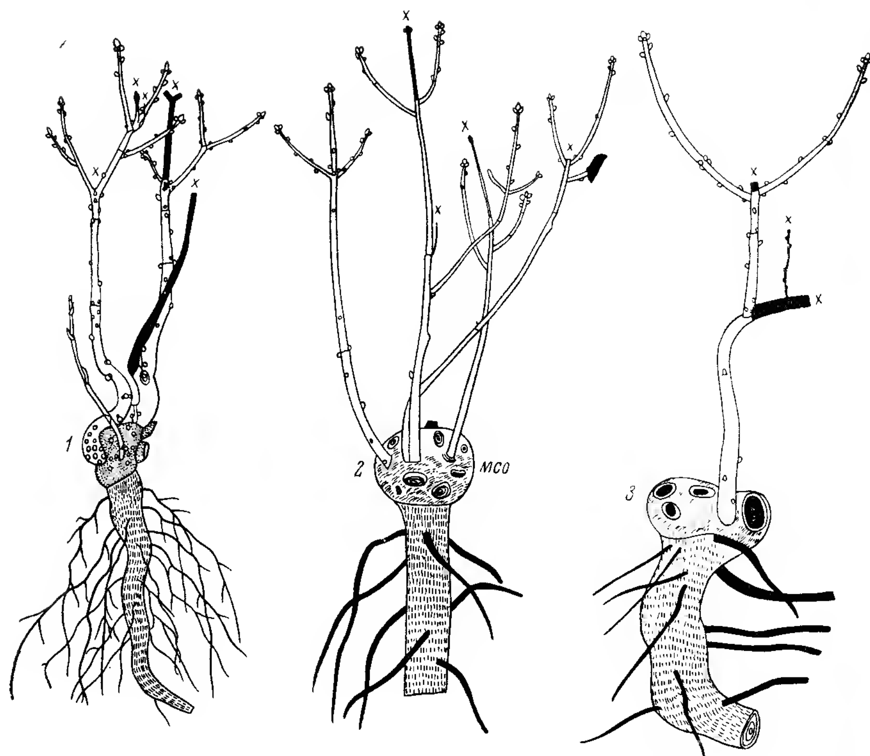


Рис. 6. Морфологическая структура габитуса кустовидного подроста *Quercus pedunculata*.

1 — двуосный подрост; *2* — многоосный подрост; *3* — одноосный подрост; *мсо* — многолетнее стеблевое основание.



Рис. 7. Морфологическая структура подроста *Quercus pedunculata*, образованного несколькими парциальными кустами.

Римскими цифрами обозначены отдельные парциальные кусты; *пп* — поверхность почвы; *пк* — придаточные корни.

а также особей, имеющих подземные корневищеподобные ветви (рис. 5). Механизм опускания ветвей к земле зависит от действия многих обстоятельств: повторного отмирания и перевершинивания их, опускания ветвей под действием собственной тяжести, в результате старения многолетнего стеблевого основания, когда происходит его частичная партикуляция.

Многие растения состоят из нескольких парциальных кустов, возникших посредством разветвления корневищеподобных ветвей и образования отводков. Корневищеподобные ветви настолько хорошо бывают скрыты лесной подстилкой, что с поверхности земли не заметны; их надземные парциальные кусты растут недалеко один от другого, они могут быть одно-, дву-, многоосными (рис. 7).

Обсуждение результатов

У дуба обыкновенного наиболее детально изучена структура удлиненных годичных побегов (Енькова, 1951; Серебряков, 1952, 1962; Астапова, 1954; Грудзинская, 1962, и др.). Для кустовидного подроста дуба они также являются основным типом годичных побегов. Большинство из них имеют ассимилирующие листья, но в основании подроста иногда формируются удлиненные побеги с чешуевидными листьями. В структурном отношении они напоминают главный побег сеянца дуба в начале развития. Удлиненные побеги с чешуевидными листьями имеют вид вытянувшихся до гигантских размеров спящих почек. Такой бурный рост спящих почек объясняется нарушением корреляционных взаимоотношений между надземной и подземной сферами растения.

В литературе неоднократно отмечалась способность дуба образовывать Ивановы побеги (Енькова, 1951; Любич, 1952; Астапова, 1952; Черкашина и Серебряков, 1955; Грудзинская, 1959, и др.). Кустовидный подрост дуба обыкновенного по наблюдениям в Жигулях этой особенностью не отличается. Две, а иногда и больше генерации удлиненных побегов у дуба появляются при благоприятном сочетании экологических факторов роста. Под пологом леса у кустовидного подроста они отсутствуют.

Исследователи отмечали, что спящие почки дуба происходят из маленьких почек, сидящих в основании побегов, и из боковых листопазушных почек (Матюк, 1938; Минина, 1951; Лохматов, 1952; Падеревская, 1953; Астапова, 1954, и др.).

По нашим наблюдениям, у спящих почек боковые почки закладываются в пазухах первых почечных чешуй, а затем этот процесс передвигается вверх по главной почке вместе с ее ростом. В результате ветвления спящих почек возникают их комплексы различной сложности. Нами выделены такие комплексы спящих почек: гнезда, поля и пояса. «Гнездо» состоит из нескольких спящих почек, образовавшихся в пазухах чешуй почки первого порядка; «поле» включает в себя несколько гнезд спящих почек; «пояс» образуется из многих полей спящих почек, опоясывающих основание ветвей.

Дуб обыкновенный способен образовывать корневые отпрыски (Любименко, 1900; Керн, 1909, 1925; Савицкий, 1907а, б; Пятницкий, 1936, и др.). В наших исследованиях заложение придаточных почек в корнях кустовидного подроста этого растения отмечено не было.

Структура ветвей дуба обыкновенного, как, впрочем и других древесных растений, изучена слабо. Ветви древесных растений, участвующие в формировании кроны, по характеру развития разделяются на 2 группы: скелетные и обрастающие (Wigand, 1854; Areschoug, 1877; Jost, 1936; Шитт и Метлицкий, 1940; Шитт, 1968; Серебряков, 1962, и др.). Порядок ветвления древесных растений невысок, они ветвятся до шестого-восьмого порядка (Müller, 1877; Гусева, 1934; Бахтадзе, 1948, и др.). Особенности развития боковых ветвей, их ориентировка в пространстве, а также способность побегов к взаимопереходам оказывают существенное влияние

на структуру ветвей (Тюбеф, 1902; Mogk, 1914; Вольф, 1925; Zimmerman, 1936; Юновидов, 1950; Черкашина и Серебряков, 1955).

По нашим наблюдениям, в результате ветвления годичных побегов формируются биологические ряды их производных органов, которые мы назвали структурно-биологическими комплексами. Они состоят, если следовать от основания к верхушкам побегов, из спящих почек, укороченных побегов, развитых ветвей следующего порядка. Подобно другим древесным растениям, для дуба обыкновенного характерно акротонное усиление боковых побегов по длине предшествующих годичных побегов (Rauh, 1937, 1939; Серебряков, 1952, 1962, и др.). Однако структурно-биологические комплексы не всегда обнаруживают такую последовательность в расположении боковых органов. В соответствии с положением годичных побегов в составе многолетних ветвей, в зависимости от положения самой ветви, возраста подроста, воздействия внешних факторов, биологический ряд производных органов годичных побегов претерпевает многообразные структурные изменения. Они выражаются в недоразвитии и выпадении тех или других его членов. Чаще всего недоразвиваются ветви следующего порядка и удлиненные побеги. Наиболее часто отмирание этих органов отмечено в средней части многолетних ветвей. В связи с этим у ветвей кустовидного подроста наблюдается акротонное и базитонное ветвление. Базитонное ветвление возникает реже акротонного, являясь следствием восстановительного побегообразования.

Сравнительно полно изучена форма крон взрослых дубов и совершенно отсутствуют такие сведения для кустовидного подроста (Сукачев, 1938; Астапова, 1952; Турский, 1954; Ткаченко, 1955, и др.). Серебряков (1962) обратил внимание на особенности крон молодых дубов; у них хорошо прослеживается лидирующая ось, поэтому форма крон в этом возрасте может быть более или менее островершинной.

По нашим наблюдениям, на форму кроны кустовидного подроста большое влияние оказывает изменение тенденции роста главной оси и ветвей второго порядка. С годами рост главной оси под пологом леса замедляется, а ветвей второго порядка усиливается. В результате этого главная ось не выделяется среди ветвей второго порядка, а впоследствии заменяется многолетним стеблевым основанием. Это обстоятельство вызывает изменение формы кроны: из островершинной она становится округлой.

В возрасте 5—7 лет дуб обыкновенный начинает «куститься». Главная ось его сравнительно с боковыми растет относительно слабо. Дуб «сидит», образуя широкий куст с едва заметной главной осью. Такая форма роста дуба под пологом леса получила название «торчковой» (Юницкий, 1927; Иващенко, 1939; Пятницкий, 1949; Карпов, 1956; Серебряков, 1962, и др.).

Торчковую форму мы рассматриваем как одну из многих форм кустовидного подроста дуба обыкновенного. У изученных нами растений, в соответствии со степенью их угнетения, выделяются плотноторчковая и рыхлоторчковая формы подроста. Помимо этого еще были выделены такие формы подроста: шпалерообразная, чашеобразная, раскидистая и штамбовая.

Шпалерообразная форма возникает в результате расположения оснований отмерших ветвей уступчато в одной плоскости. Ветви следующего порядка развиты слабее ветвей предыдущего порядка, поэтому все они располагаются более или менее на одном уровне. Чашеобразная форма характеризуется наличием нескольких оснований отмерших ветвей второго порядка, чашеобразно расходящихся в стороны от многолетнего стеблевого основания. Раскидистой форме роста свойственно наличие длинных боковых ветвей, образовавшихся на 1—2 основаниях отмерших ветвей второго порядка. Штамбовая форма отличается коротким стволиком, длина которого равна 8—10 см; он часто представляет собой основание нескольких ветвей, отходящих одна от другой под тем или иным углом.

Выводы

1. Кустовидный подрост дуба обыкновенного формируется под воздействием внутренних и внешних факторов. Внутренние факторы проявляются в постоянной тенденции к преобладающему росту главной оси. Отсутствие необходимых условий развития изменяет эту тенденцию, вызывает перераспределение интенсивности роста между ветвями различных порядков, сокращает продолжительность их жизни.

2. Габитус кустовидного подроста — яркий пример больших приспособительных возможностей дуба обыкновенного. Его развитие определяется разносторонними приспособительными реакциями, помогающими ему сохранить жизнеспособность при значительном угнетении. Они выражаются в обилии спящих почек, взаимопереходах в развитии годичных побегов, формировании стелющихся ветвей, образовании отводков, возникновении многолетнего стеблевого основания, энергичном замещающем почкообразовании и побегообразовании, многостебельности ветвей второго порядка.

3. В результате взаимодействия внутренних и внешних факторов, неодинаково складывающихся в различных конкретных ситуациях, морфогенез кустовидного подроста дуба обыкновенного характеризуется многообразием структурных форм, выработавшихся в процессе длительного развития растений под пологом леса.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев П. П. (1957). Форма существования мелкого елового подроста в ельниках и требования ели к освещению в первые годы. Тр. Приволжск. лесотехнич. инст., 52. — Астапова Т. Н. (1952). Древесные породы как объект изучения в ботанических кружках при педагогических вузах. Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 19, 1. — Астапова Т. Н. (1954). Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмосковья. Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 37, 2. — Бахтадзе К. Е. (1948). Биология побегообразования у чайного растения. Бюлл. Всес. инст. чая и субтроп. культур, 1. — Вольф Э. Л. (1925). Хвойные деревья и кустарники европейской и азиатской части СССР. — Гар К. А., И. В. Гулидова. (1960). Режим освещения и фотосинтеза у нового подроста в березово-еловых древостоях Вологодской области. В кн.: Физиологические основы роста древесных растений. — Грудзинская И. А. (1959). О периодичности развития (побегообразование у дуба). В сб.: Итоги и перспективы исследований развития растений. — Грудзинская И. А. (1962). Особенности моноподиального и симподиального ветвления древесных пород (на примере дуба и вяза). Проблемы ботаники, 6. — Гусева Е. И. (1934). К методике изучения биологии плодовых растений. Тр. Сочинск. плод. зон. оп. ст., 8. — Енькова Е. И. (1951). Влияние поздних весенних заморозков на прирост дуба в высоту. Лесн. хоз., 12. — Иващенко А. И. (1939). Влияние лесного полога на прирост пробкового дуба. Лесн. хоз., 5. — Карпов В. Г. (1956). О некоторых физиологических особенностях сеянцев дуба в условиях корневой конкуренции. Бот. ж., 41, 9. — Карпов В. Г. (1969). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. — Керн Э. Э. (1909). К вопросу о корневых отпрысках у дуба. Лесн. ж., 39, 2—3. — Керн Э. Э. (1925). Очерки по лесоводству. — Кравчинский Д. (1905). По вопросу хозяйства в еловых и лиственных лесах северной и средней России. — Лохматов Н. А. (1952). О спящих почках у дуба обыкновенного. Лесн. хоз., 10. — Любименко В. Н. (1900). О спящих почках. Тр. СПб. общ. естествоисп., отд. биол., 30, 3. — Любич Ф. П. (1952). Биологическая цикличность роста и развития дуба в условиях пустыни. Лесн. хоз., 12. — Матюк И. С. (1938). Водяные побеги у дуба и рубки ухода. В защиту леса, 4. — Минина Е. Г. (1951). Развитие цветочных почек дуба. Ж. общ. биол., 12, 1. — Морозов Г. Ф. (1900). К вопросу о возобновлении сосны. Лесн. ж., 2. — Падеревская М. И. (1953). Биологические особенности почек дуба. Уч. зап. МГПИ им. Ленина, 73, 2. — Пятницкий С. С. (1936). Про корневые паростки. Сб. раб. по селекц. и физ. древ. пород, 11. — Пятницкий С. С. (1949). Самосев дуба в качестве посадочного материала. Лес и степь, 1. — Савицкий П. М. (1907а). Письмо старого лесничего. О возобновительной способности дуба. Зап. Импер. общ. сельск. хоз. южн. России, 7—8. — Савицкий П. М. (1907б). Корневые отпрыски дуба. Зап. Импер. общ. сельск. хоз. южн. России, 9. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Соловьев К. П. (1954). О некоторых взаимоотношениях сосны и дуба в лесостепных районах европейской части СССР (Воронежский заповедник). Бюлл. МОИП, отд. биолог., 59, 52. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Тальман П. Н. (1952). Самоизреживание, стадийность и фазы развития древостоев. — Ткаченко М. Е. (1955). Общее лесо-

водство. — Тольский А. П. (1905). О влиянии различной влажности почв на развитие сосновых всходов. Лесн. журн., 2. — Турский М. К. (1954). Лесоводство. — Тюбеф К. (1902). Хвойные древесные породы с более подробным обзором видов, зимующих в грунте в средней Европе. — Флоринский К. (1916). К вопросу об естественном возобновлении сосны в Хреновском бору. Изв. Импер. лесн. инст., 30. — Черкашина В. М. и И. Г. Серебряков. (1955). Материалы к структурному анализу годичных побегов дуба и липы. Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 29, 3. — Шитт П. Г. (1968). Избранные сочинения. — Шитт П. Г., З. А. Метлицкий. (1940). Плодоводство. — Эдельштейн В. И. (1905). К вопросу о светолюбии древесных пород. Лесн. ж., 4. — Юницкий А. А. (1927). О возобновлении дуба торчками. Лесоведение и лесоводство, 4. — Юновидов А. П. (1950). К биологии сосны обыкновенной. Лесн. хоз., 5. — Яхонтов И. А. (1909). Развитие соснового подроста под пологом старых насаждений. Тр. по лесн. оп. делу, 20. — Areschoug F. W. (1877). Beiträge zur Biologie der Holzgewächse. Univ. Acta, XIII, 7. — Iost L. (1936). Baum und Wald. — Müller N. I. (1877). Botanische Untersuchungen. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Baumkrone. — Mogk W. (1914). Untersuchungen der Korrelationen von Knospen und Sprossen. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, 38, 1—4. — Rauh W. (1937). Beiträge zum Morphologie und Biologie der Holzgewächse. Nova Acta Leopold., N. F., 5, 30. — Rauh W. (1939). Über Gesetzmaßigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der höheren Pflanzen. Mitteil. Deut. dendrol. Ges., 53. — Wigand A. (1854). Der Baum. Betrachtungen über Gestalt und Lebensgeschichte der Holzgewächse. — Zimmerman W. A. (1936). Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des wuchsstoffes bei Bäume. Zeitschr. für Bot., 30, 5—6.

Симферопольский
государственный университет.

Получено 17 VII 1973.

УДК 581.3 : 581.48 : 58 : 581.526.533 (571.511)

Т. Г. Полозова

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ВСХОЖЕСТИ СЕМЯН ТУНДРОВЫХ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

T. G. POLOZOVA. SOME DATA ON THE SEED GERMINATION OF TUNDRA PLANTS OF WESTERN TAIMYR

В статье излагаются результаты двукратного испытания всхожести семян 65 видов тундровых растений: первое проращивание было проведено через 3 месяца, второе — через 5.5 лет после сбора семян. Показано, что вскоре после сбора семена большинства видов обнаруживают удовлетворительную и высокую всхожесть. Способность к прорастанию за время пятилетнего хранения сильно уменьшилась, но не исчезла полностью.

Семена тундровых растений в природе, как правило, не успевают прорасти сразу после созревания из-за краткости вегетационного периода и быстрого наступления холодов, всходы появляются обычно только весной (Söyrinki, 1938—1939; Sørensen, 1941). Большинство тундровых растений имеет вынужденный, а некоторые и органический период покоя семян; к последним относятся, например, виды *Carex*, *Luzula* (Billings a. Mooney, 1968). Литературные сведения об общей продолжительности периода, в течение которого семена тундровых растений могут сохранять жизнеспособность, очень скудны (Porsild и др., 1967; Billings a. Mooney, 1968). Отсутствуют также данные о продолжительности периода органического покоя семян арктических растений. В силу нерегулярности плодоношения, а также частой гибели всходов и ювенильных растений от различных причин (медленное развитие ювенильных растений, криотурбации и иссушение грунта, местами мощный моховой покров и т. д.) вопрос о длительности периода прорастания и сохранении всхожести приобретает большое значение для объяснения устойчивости популяций того или иного вида и всего фитоценоза в целом.

Зрелые семена 65 видов тундровых растений были собраны 15—25 VIII 1965 на территории Таймырского биогеоценологического стационара Ботанического института АН СССР (пос. Тарея, Западный Таймыр). После 3-месячного хранения в лаборатории (температура 18—24°, относительная влажность воздуха 30—40%) выполненные и неповрежденные семена были поставлены на проращивание при температуре 20—22° и дневном освещении. Температура около 20° считается оптимальной для прорастания семян арктических растений (Исаченко и Липская, 1934; Billings a. Mooney, 1968). Проращивание проводилось на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри. Опыт продолжался 86 дней (начат 30 XI 1965 и закончен 24 II 1966). В каждую чашку было заложено по 100 семян в однократной повторности для каждого вида. После почти 5.5 лет лабораторного хранения семена из тех же образцов были повторно испытаны на всхожесть в течение 264 дней (проращивание начато 10 II и окончено 2 XI 1971). В каждой пробе содержалось по 100 семян в двукратной повторности для каждого вида.

При первом испытании всхожести проросли семена 49 видов растений из 65, т. е. 75% от всех участвовавших в опыте. Высокую и удовлетворительную всхожесть (50—100%) показали семена злаков, гвоздичных, крестоцветных, камнеломок, бобовых, сложноцветных (см. таблицу). Многие из них обнаружили большую энергию прорастания. К таковым в нашем опыте относятся все представители бобовых (семена при первом проращивании почти полностью проросли за 4—6 дней), крестоцветных, а также *Minuartia rubella*, *Papaver pulvinatum*, *Potentilla stipularis*, *Androsace septentrionalis*, *Armeria arctica*, *Nardosmia frigida*. Медленным прорастанием при высокой всхожести отличались семена *Hierochloë pauciflora*, *Oxyria digyna*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Ranunculus borealis*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. caespitosa*, *Dryas punctata*, *Myosotis asiatica*, *Antennaria villifera*. Виды с высокой всхожестью семян в большинстве своем отсутствуют в плакорных тундрах; высокой всхожестью обладают главным образом растения тундровых луговин и эродированных склонов, где моховой покров развит слабо.

Низкую всхожесть (1—30%) обнаружили семена 15 видов растений, среди них три вида пушиц (*Eriophorum medium*, *E. scheuchzeri*, *E. vaginatum*), два вида ожик (*Luzula confusa*, *L. tundricola*), два вида лютиков (*Ranunculus affinis*, *R. nivalis*).

Совершенно не проросли семена 16 видов, т. е. 25% от общего числа видов, участвовавших в испытании. Невсхожими оказались семена многих осоковых (*Eriophorum angustifolium*, *E. medium*, *Carex chordorrhiza*, *C. stans*, *C. tripartita*, *Kobresia bellardii*), всех испытанных ив (*Salix polaris*, *S. arctica*), двух видов мытника (*Pedicularis verticillata*, *P. dasyantha*), *Pachypleurum alpinum*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Polygonum bistorta*, *Luzula nivalis*. Аналогичные результаты были получены при испытании семян из других районов Арктики. В опытах Сёренсена (Sørensen, 1941) в полевых условиях (Гренландия) оказались невсхожими семена 18 видов осоковых, в том числе *Carex misandra*, *Kobresia bellardii*, не проросли также семена *Luzula nivalis*. При лабораторном проращивании семян из канадской Арктики (Bliss, 1958) среди прочих оказались невсхожими семена *Eriophorum angustifolium*, трех видов ив и трех видов мытника. Семена *Pedicularis adamsii* (родственного *P. dasyantha*) из арктической Якутии в опытах В. В. Вихиревой-Васильковой (1958) не прорастали ни при комнатной, ни при более низких (2—10°) температурах. По данным Б. А. Тихомирова (1963), в опыте, аналогичном нашему (семена не зимовали в природе, не промораживались искусственно и были поставлены на испытание спустя 5—6 месяцев после сбора), невсхожими, как и в нашем испытании, оказались семена *Eriophorum angustifolium*, *Kobresia bellardii*, *Polygonum bistorta*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis adamsii*, *P. verticillata*.

Ряд видов с невсхожими семенами (*Eriophorum angustifolium*, *E. medium*, *Carex stans*, *C. chordorrhiza*) являются доминантами и субдоминантами сырых моховых тундр или болот Западного Таймыра и весьма интенсивно размножаются вегетативным способом.

Всхожесть и продолжительность прорастания семян некоторых растений Западного Таймыра после 3-месячного и 65-месячного периода хранения

Вид	После 3 месяцев хранения			После 65 месяцев хранения		
	всхожесть, %	период до начала прорастания в днях	период прорастания в днях [1]	всхожесть, %	период до начала прорастания в днях	период прорастания в днях
Hierochloë alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.	48	7	59	43 * [2]	7	179
H. pauciflora R. Br.	79	6	49	2 **	15	19
Festuca cryophila Krecz. et Bobr.	92 **	3	26	4 **	4	14
Eriophorum angustifolium Honck.	0	—	—	—	—	—
E. medium Anderss.	12	7	6	0 **	—	—
E. scheuchzeri Hoppe	26	6	7	0 **	—	—
E. brachyantherum Trautv. et Mey.	0	—	—	—	—	—
E. vaginatum L.	1	29	1	—	—	—
Kobresia bellardii (All.) Degl.	0	—	—	—	—	—
Carex chordorrhiza Ehrh.	0	—	—	0 **	—	—
C. maritima Gunn.	73	7	11	2 *	18	30
C. tripartita All.	0	—	—	—	—	—
C. stans Drej.	0 *	—	—	0 **	—	—
Carex misandra R. Br.	54	20	66	0 *	—	—
Luzula confusa Lindb.	1	55	1	0 **	—	—
L. nivalis Laest.	0	—	—	0 *	—	—
L. tundricola Gorodk.	4	20	22	0 **	—	—
Salix polaris Wahlenb.	0 **	—	—	—	—	—
S. arctica Pall.	0 **	—	—	0 **	—	—
S. lanata L.	0 **	—	—	0 **	—	—
Betula nana L.	12 *	6	80	—	—	—
Oxyria digyna (L.) Hill	68	3	83	—	—	—
Rumex arcticus Trautv.	29	6	49	25 *	4	205
Polygonum bistorta L.	0	—	—	0 *	—	—
Cerastium maximum L.	97 **	3	19	2 **	15	60
Minuartia rubella (Wahlenb.) Hiern.	100	3	3	—	—	—
Lychnis sibirica L. ssp. *villosula* (Trautv.) Tolm.	93	4	82	50 **	6	9
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozh.	1	13	1	86 **	6	9
Caltha arctica R. Br.	8 *	15	71	1 **	8	1
Ranunculus nivalis L.	27	24	24	0 *	—	—
R. affinis R. Br.	24	15	40	1 **	6	1
R. borealis Trautv.	78	13	42	5 *	85	180
Papaver pulvinatum Tolm.	80 **	6	7	—	—	—
Erysimum pallasii (Pursh) Fernald	100	4	3	—	—	—
Arabis septentrionalis N. Busch	100	1	3	4 **	9	28
Thlaspi cochleariforme DC.	94	6	51	—	—	—
Saxifraga hieracifolia Waldst. et Kit.	61	33	26	0 **	—	—
S. caespitosa L.	95	13	27	16 *	34	231
Chrysosplenium alternifolium L.	0	—	—	0 *	—	—
Potentilla stipularis L.	100	4	6	76 **	5	10
P. emarginata Pursh	2 *	34	2	5 *	8	257
Dryas punctata Juz.	62	3	83	56 **	4	9
Astragalus umbellatus Bunge	98	1	5	6 *	9	256
A. richardsonii Sheldon	100	1	3	14 *	6	259
Oxytropis arctica R. Br.	100	1	5	10 *	6	259

[1] Имеется в виду период времени от прорастания первого семени до прорастания последнего в ходе опыта.

[2] Случаи загнивания части непроросших семян в образце отмечены одной звездочкой, случаи загнивания всех непроросших семян — двумя звездочками.

Вид	После 3 месяцев хранения			После 65 месяцев хранения		
	всхожесть, %	период до начала прорастания в днях	период прорастания в днях	всхожесть, %	период до начала прорастания в днях	период прорастания в днях
O. nigrescens (Pall.) Fisch.	98 **	1	3	7 *	6	259
O. middendorffii Trautv.	100	1	3	10 *	2	263
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.	100	1	6	52 *	6	259
Pachypleurum alpinum Ledeb.	0 *	—	—	0 *	—	—
Androsace septentrionalis L.	97 **	3	3	66 **	5	45
Armeria arctica (Cham.) Wallr.	93 **	6	16	—	—	—
Myosotis asiatica Schischk. et Serg.	86	4	82	6 *	15	250
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge	48	4	82	—	—	—
Pedicularis verticillata L.	0 *	—	—	0 **	—	—
P. sudetica Willd.	31 *	1	55	25 **	6	52
P. dasyantha (Trautv.) Hadač	0 *	—	—	—	—	—
Valeriana capitata Adams	2 *	29	2	43 **	4	30
Erigeron eriocephalus J. Vahl	98 **	6	28	—	—	—
Antennaria villifera Boriss.	69 *	1	54	0 **	—	—
Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed.	55 *	1	24	63 **	2	22
Nardosmia frigida (L.) Hook.	100	1	5	38 **	5	3
N. gmelini (Turcz.) DC.	70 *	1	12	15 **	5	7
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	60 **	6	9	—	—	—
Senecio atripurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	5 *	7	27	25 **	4	16
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.	50 *	7	79	—	—	—

Что же касается ив, то семена их при сухом и теплом лабораторном хранении очень быстро теряют всхожесть, хотя сразу после созревания всхожесть их может быть достаточно высокой. Так, при полевом испытании на Полярном Урале (Стешенко, 1966) проросло 57% семян *Salix polaris*, 90% — *S. arctica*, 100% — *S. lanata*; после 7—8 месяцев хранения те же семена совершенно не прорастали. Косвенным доказательством жизнеспособности семян ив служит большое количество всходов и подроста, повсеместно наблюдаемое на Западном Таймыре.

Повторное проращивание после 5.5 лет лабораторного хранения при температуре 18—24° и влажности 30—40% (испытанию были подвергнуты семена 46 видов из 65, испытывавшихся ранее) показало, что семена значительной части (65%) повторно испытанных видов в той или иной степени сохранили способность к прорастанию, однако всхожесть и энергия прорастания у подавляющего большинства видов резко уменьшились. Способность к прорастанию сохранилась большей частью у тех видов, которые при первом проращивании показали высокую всхожесть семян (злаки, гвоздичные, розоцветные, бобовые, сложноцветные).

Почти не изменилась по сравнению с первым испытанием всхожесть семян у *Hierochloë alpina*, *Rumex arcticus*, *Potentilla emarginata*, *Dryas punctata*, *Pedicularis sudetica*. Семена *Pedicularis sudetica* в обоих опытах прорастали сходно, у *Rumex arcticus* энергия прорастания уменьшилась, а период прорастания после пятилетнего хранения увеличился. Семена же *Hierochloë alpina* в опыте 1971 г. обнаружили два периода прорастания: первый — через 6 дней после начала опыта (продолжительность 20 дней), второй — через 6 месяцев (продолжительность 9 дней). Этот факт свидетельствует о разнокачественности семян *H. alpina* по глубине покоя

или по отношению к условиям проращивания; второй период прорастания пришелся на летнее время с более сильным освещением.

Особенно интересны случаи увеличения всхожести семян после длительного хранения. Это наблюдалось у *Gastrolychnis apetala* (с 1 до 86%), *Valeriana capitata* (с 2 до 43%) и *Senecio atripurpureus* (с 5 до 25%). В этих случаях торможение прорастания связано, по-видимому, с газонепроницаемостью внутренних оболочек семени (Николаева, 1967), которая с течением времени ослабевает. Сходные результаты для *Gastrolychnis apetala* получены А. П. Стешенко (1966). В ее опыте семена сразу после сбора совершенно не прорастали, а после 8 месяцев хранения всхожесть их оказалась равной 69%.

Все виды, семена которых не проросли при испытании на всхожесть в 1965 г., показали отрицательный результат и при повторном проращивании в 1971 г. Кроме того, совершенно не проросли семена ряда видов с первоначальной очень низкой (*Luzula confusa*, *L. tundricola*) или удовлетворительной всхожестью (*Carex misandra*, *Saxifraga hieracifolia*, *Antennaria villifera*).

В результате проведенных испытаний всхожести семян арктических растений возможны следующие выводы.

1. Более половины испытанных видов таймырских растений показало удовлетворительную и высокую всхожесть семян (растения сем. *Gramineae*, *Cruciferae*, *Rosaceae*, *Leguminosae*, *Compositae*).

2. Растения сем. *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Salicaceae*, *Polygonaceae*, *Scrophulariaceae* имели невсхожие семена или семена с низкой всхожестью.

3. Семена большинства испытанных видов через 5.5 лет после сбора в той или иной степени сохранили всхожесть, хотя энергия прорастания сильно уменьшилась.

4. Отмечено несколько случаев увеличения всхожести семян после пятилетнего лабораторного хранения (*Gastrolychnis apetala*, *Valeriana capitata*, *Senecio atripurpureus*), что говорит о наличии более или менее длительного покоя семян у этих растений.

ЛИТЕРАТУРА

Вихирева-Василькова В. В. (1958). О прорастании семян некоторых арктических растений. Бот. ж., 7. — Земцова Н. М. (1965). О прорастании семян некоторых арктических растений. Бюлл. ГБС, 59. — Исаченко Б. Л., Т. В. Липская. (1934). Заметка по вопросу о прорастании семян арктических растений. Arktica, 2. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Стешенко А. П. (1966). О всхожести семян растений Полярного Урала. Бот. ж., 2. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Billings W. D. a. H. A. Mooney. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. Biol. rev., 43, 4. — Bliss L. C. (1958). Seed germination in arctic and alpine species. Arctic, 11, 3. — Eurola S. (1972). Germination of seeds collected in Spitsbergen. Ann. Bot. Fenn., 9. — Porsild A. E., C. R. Harington a. C. A. Mulligan. (1967). *Lupinus arcticus* Wats. grown from seeds of pleistocene age. Science, 158. — Sørensen Th. (1941). Temperature relations and phenology of the northeast Greenland flowering plants. Medd. om Grønl., 125. — Söyrinki N. (1938—1939). Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. Ann. bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 11, 1; 14, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 27 VII 1973.

УДК 531.42 : 58 : 581.526.53 (519.3)

Л. Г. Бязров, Е. А. Исаченко и Р. В. Суховерко

ВЕРТИКАЛЬНО-ФРАКЦИОННАЯ СТРУКТУРА НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ОДНОГО ИЗ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ХАНГАЯ (МНР) [1]

L. G. BYAZROV, E. A. ISACHENKO AND R. V. SUKHOVERKO. THE VERTICAL-FRACTION STRUCTURE OF THE OVERGROUND PHYTOMASS IN ONE OF THE STEPPE COMMUNITIES OF KHANGAI (MONGOLIA)

Сообщаются сведения о распределении массы 27 видов растений, слагающих одно из сухостепных петрофитных сообществ северного макросклона Хангая. Растения срезались послойно через 5 см, и их масса разделялась на стебли, листья, генеративные органы.

При изучении фитоценозов для целей рационального использования растительных сообществ в народном хозяйстве особое внимание исследователями уделяется фитомассе — главному объекту хозяйственного использования сообщества. Этот показатель дает возможность довольно точно определять и сравнивать запасы растительного материала в разных ценозах. Фитомасса, кроме того, является как бы суммарным результатом деятельности фитоценоза как компонента биогеоценоза (Программа и методика. . ., 1966).

Однако такие свойства массы, как например общий вес, важные сами по себе, все-таки недостаточны для целей анализа природного комплекса как части биогеоценотического покрова Земли ввиду неоднородности физико-химических свойств слагаемых фитомассы. Отсутствие данных, дающих представление о весе сырой и абсолютно-сухой массы отдельных видов, формирующих ценоз, сведений, характеризующих вертикальное распределение вегетативной массы, степень насыщенности видами и разными частями растений (стеблями, листьями, генеративными органами и пр.) отдельных слоев сообщества обедняет наши исследования. Мы не можем проводить интересных сравнений растительных сообществ, судить о полноте использования ценозом занимаемого пространства, выявить слои максимального накопления массы, где наиболее обострены конкурентные отношения растений в отношении света, углекислоты и других факторов среды. Помимо этого, надо помнить, что зачастую объектом хозяйственного использования может быть не все растение, а лишь отдельные его органы (плоды и семена, листья, стебли, корни и пр.). Поэтому при изучении фитомассы желательна достаточно дробная дифференциация ее на составляющие фракции, соответствующие их биогеоценотическому и хозяйственному значению, и определение пространственного их размещения.

Учитывая прикладное и теоретическое значение такого рода исследований, в середине июля 1972 г., в период максимального развития травостоя, на одном из степных участков лесостепного стационара Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР, который находится на северо-востоке Хангайской горной страны, на северном макросклоне хребта, в бассейне рек Цэцэрлэг-Гол и Хух-сумэин-Гол, на территории госхоза Тэвшрулэх Архангайского аймака, было проведено изучение структуры фитомассы. Участок, изучаемый стационарно с 1971 г., расположен в низкогорной северной части госхоза в нижней трети длинного пологого склона юго-восточной экспозиции, покрытого толщей щебнистых и дресвянистых элювиальных и склоновых наносов. Абсолютная высота участка около 1620 м. Почвы каштановые. Здесь представлено петрофитноразнотравно-холоднополынно-злаковое сообщество, компоненты которого покрывают почву на 50—60%.

---

[1] Из работ Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР.

Высокое обилие и значительное покрытие имеют *Artemisia frigida* Willd., *Astragalus inopinatus* Boriss., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Stipa krylovii* Roshev.

Методика

Для анализа структуры фитомассы сообщества были заложены 4 учетные площадки по 0.25 м². После описания растительного покрова и зарисовки горизонтальной и вертикальной проекций растений их масса срезалась послойно через 5 см высоты от поверхности почвы. Для этого использовался жесткий каркас, растения не распрямлялись и не вытягивались, а срезались по возможности в том положении, в котором они находились на площадке. Отчужденная сырая масса каждого вида в данном слое помещалась в плотно закрывающиеся алюминиевые стаканчики, используемые при определении влажности почвы, и после завершения работы по срезанию растений эти стаканчики с фитомассой сразу же взвешивались в лаборатории для определения веса сырой массы. Затем масса каждого вида в пятисантиметровом слое расчленялась на фракции: листья, стебли, генеративные органы; проводился их обмер (измерение длины, ширины, поверхности), сушка до абсолютно сухого состояния и взвешивание.

Результаты исследования

При анализе результатов (см. таблицу) прежде всего встает вопрос, насколько полученные данные отражают реальные отношения между растениями в сообществе, распределение их в ценозе. На наших учетных площадках зарегистрировано 27 видов, в том числе одно слоевищное растение. Это — более половины от общего числа видов на участке. На учетные площадки не попали растения, большей частью представленные в сообществе единичными экземплярами. Степень развития видов на площадках, их обилие, проективное покрытие почвы вегетативными частями соответствуют аналогичным показателям для всего участка сообщества. Все это позволяет нам, конечно, с известными допущениями, считать наши учетные площадки как бы моделью анализируемого сообщества.

По числу видов здесь доминируют представители сем. *Gramineae* — 22%, 15% *Rosaceae*, 11% *Compositae*, по 7% — *Leguminosae* и *Liliaceae*. Остальные 10 видов представляют разные семейства. На долю злаков приходится около 25% проективного покрытия почвы и более 35% надземной фитомассы. Среди отдельных видов по весу преобладают *Artemisia frigida* (21.1%), *Astragalus inopinatus* (18.8%) и *Koeleria cristata* (13%).

Как уже отмечалось, масса каждого вида в слое расчленялась на стебли, листья, генеративные органы. Из этих фракций по весу абсолютно преобладают листья (около 68%). Немногим более 26% приходится на стебли и более 5% — на генеративные органы. В общей массе отдельных видов вес листьев преобладает над другими фракциями у большинства растений.

Анализ вертикального распределения надземной массы показывает, что фитоценоз в основном формируют низкорослые растения. Видов, имеющих высоту более 10 см, — 12, более 15 см — 7, а более 35 — 1. Самые высокие растения сообщества — злаки. Представителей других семейств, которые были бы выше 20 см, в сообществе нет. У 23 видов основная часть надземной массы (более 50%) сосредоточена в нижнем слое 0—5 см, что сказывается и на распределении всей массы — более 83% ее находится именно здесь. С высотой вес фитомассы резко снижается и выше 20 см находится немногим более 1% от общей массы вегетирующих органов. Аналогично этому общему снижению фитомассы изменяется распределение массы листьев и массы стеблей по профилю травостоя. Распределение генеративных органов более равномерное и основная масса их сосредоточена в двух пятисантиметровых слоях, от 10 до 20 см. Не-

Основные показатели надземной фитомассы петрофитноразнотравно-холоднополынно-злакового сообщества

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Фракция[1]	Абсолютно сухой вес, мг/м²; высота, см: >35	35—30	30—25	25—20	20—15	15—10	10—5	5—0	итого
Stipa krylovii Roshev.	sol—sp	3.5	а	3	48	104	131	127	235	1143	2211	4002
			б	—	—	—	78	79	96	127	281	661
			в	—	—	—	9	10	139	1016	1930	3104
			г	3	48	104	44	38	—	—	—	237
Koeleria cristata (L.) Pers.	sp—cop$_1$	10	а	—	62	157	371	461	244	754	11070	13119
			б	—	1	13	63	116	209	629	762	1793
			в	—	—	—	—	—	11	125	10308	10444
			г	—	61	144	308	345	24	—	—	882
Poa attenuata Trin.	sp	3	а	—	—	43	250	951	1433	2163	4907	9747
			б	—	—	—	26	333	987	1979	3910	7235
			в	—	—	—	—	—	4	93	955	1052
			г	—	—	43	224	618	442	91	42	1460
Leymus chinensis (Trin.) Tzvel.	sp	1	в	—	—	4	13	23	243	703	1570	2557
Agropyron cristatum (L.) Gaertn.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	20	4	11	38	292	365
			б	—	—	—	—	4	8	11	77	100
			в	—	—	—	—	—	3	27	215	245
			г	—	—	—	20	—	—	—	—	20
Artemisia commutata Bess.	sp	2	а	—	—	—	—	194	559	711	4375	5839
			б	—	—	—	—	31	143	248	538	960
			в	—	—	—	—	3	47	139	3774	3963
			г	—	—	—	—	160	369	324	63	916
Stellera chamaejasme L.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	—	96	664	1420	919	3099
			б	—	—	—	—	12	146	392	620	1170
			в	—	—	—	—	68	494	1021	299	1882
			г	—	—	—	—	16	24	7	—	47
Carex pediformis C. A. M.	sp	1	а	—	—	—	—	—	25	323	2129	2477
			б	—	—	—	—	—	2	41	55	98
			в	—	—	—	—	—	17	214	2065	2296
			г	—	—	—	—	—	6	68	9	83

[1] а — вес всех частей растения; б — вес стеблей; в — вес листьев; г — вес генеративных органов; д — вес слоевищ.

Продолжение

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	фракция[1]	высота, см: выше 35	35–30	30–25	25–20	20–15	15–10	10–5	5–0	итого
				Абсолютно сухой вес, мг/м²								
Astragalus versicolor Pall.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	—	—	140	323	651	1114
			б	—	—	—	—	—	39	140	403	582
			в	—	—	—	—	—	13	102	185	300
			г			—	—	—	88	81	63	232
Potentilla acervata Sojak.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	—	—	6	223	58	287
			в	—	—	—	—	—	6	220	58	284
			г	—	—	—	—	—	—	3	—	3
Bupleurum bicaule Helm.	sp	1	а	—	—	—	—	—	111	377	1519	2007
			б	—	—	—	—	—	25	111	440	576
			в	—	—	—	—	—	13	183	1051	1247
			г	—	—	—	—	—	73	83	28	184
Leontopodium ochroleucum Beauv.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	—	—	293	731	948	1972
			б	—	—	—	—	—	16	150	363	529
			в	—	—	—	—	—	3	385	585	973
			г	—	—	—	—	—	274	196	—	470
Astragalus inopinatus Boriss.	sp	10	а	—	—	—	—	—	—	944	18012	18956
			б	—	—	—	—	—	—	157	6229	6386
			в	—	—	—	—	—	—	702	11440	12142
			г	—	—	—	—	—	—	85	343	428
Allium bidentatum Fisch.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	—	—	—	62	964	1026
			б	—	—	—	—	—	—	5	7	12
			в	—	—					52	957	1009
			г	—	—					5		5
Artemisia frigida Willd.	cop_1	10	а	—	—	—	—	—	—	47	21331	21378
			б	—	—	—	—	—	—	16	5578	5594
			в	—	—	—	—	—	—	12	15735	15747
			г	—	—	—	—	—	—	19	18	37
Arenaria capillaris Poir.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	—	—	—	19	460	479
			б	—	—	—	—	—	—	5	74	79
			в	—	—	—	—	—	—	1	378	379
			г	—	—	—	—	—	—	13	8	21

Продолжение

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	фракция[1]	высота, см: выше 35	35–30	30–25	25–20	20–15	15–10	10–5	5–0	итого
				Абсолютно сухой вес, мг/м²								
Heteropappus hispidus (Thunb.) Less.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	—	—	—	12	534	546
			б	—	—	—	—	—	—		190	190
			в	—	—	—	—	—	—	11	330	341
			г	—	—	—	—	—	—	1	14	15
Iris tigridia Bunge	sol	Ok. 1	в	—	—	—	—	—	—	92	336	428
Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng	sp	7	в	—	—	—	—	—	—	91	4885	4976
Androsace incana Lam.	sp	Ok. 1	а	—	—	—	—	—	—	—	3857	3857
			б	—	—	—	—	—	—	—	195	195
			в	—	—	—	—	—	—	—	3456	3456
			г	—	—	—	—	—	—	—	206	206
Thymus gobicus Tschern.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	—	—	—	—	1463	1463
			б	—	—	—	—	—	—	—	386	386
			в	—	—	—	—	—	—	—	794	794
			г	—	—	—	—	—	—	—	283	283
Amblynotus obovatus (Ledeb.) Johnst.	sol	Ok. 1	а	—	—	—	—	—	—	—	486	486
			б	—	—	—	—	—	—	—	131	131
			в	—	—	—	—	—	—	—	205	205
			г	—	—	—	—	—	—	—	150	150
Potentilla verticillaris Steph.	sol	Ok. 1	в	—	—	—	—	—	—	—	125	125
Pedicularis flava Pall.	sol	Ok. 1	в	—	—	—	—	—	—	—	147	147
Sibbaldianthe adpressa (Bunge) Juz.	sol	Ok. 1	в	—	—	—	—	—	—	—	71	71
Parmelia vagans Nyl.	sol	Ok. 1	д	—	—	—	—	—	—	—	51	51
Число видов в слое		50—60%		1	2	4	5	7	12	20	27	
Итого вес вегетирующих частей растений в слое			а	3	110	308	785	1856	3964	10259	83862	101147
			б	—	1	13	167	575	1671	4011	20239	26677
			в	—	—	4	22	104	993	5272	62345	68740
			г	109	109	291	596	1177	1300	976	1227	5679
			д	—	—	—	—	—	—	—	51	51
Вес ветоши, подстилки				—	—	—	—	—	—	—	10750	10750
Общий вес фитомассы				—	—	—	—	—	—	—	—	111897

сколько меньше их в слоях ниже 10 см. С высоты 15 см и выше генеративные органы абсолютно преобладают в фитомассе отдельных слоев.

Выше уже отмечалось, что в слое 0—5 см накапливается максимальное количество фитомассы живых частей растений, причем листья абсолютно преобладают над другими фракциями (более 70% от массы слоя и более 60% от общей массы вегетирующих частей). Это дает основание предполагать, что с биогеоценотической точки зрения именно в этом слое в гораздо более значительных сравнительно с другими слоями масштабах идут процессы переработки вещества за счет энергии солнца, происходит большая созидательная работа фитокомпонента биогеоценоза. Здесь наряду с накоплением массы наиболее заметны и процессы обратного характера — отмирание и разрушение массы, о чем свидетельствует наличие лишь в этом слое довольно значительного количества ветоши и подстилки (9% от общей фитомассы). Только в этом, самом нижнем, слое обитают такие растения, как *Androsace incana*, *Thymus gobicus*, *Amblynotus obovatus*, *Pedicularis flava*, *Parmelia vagans* и ряд других. В этом слое находится 99% массы *Artemisia frigida*, 95% — *Astragalus inopinatus*, более 85% массы *Koeleria cristata*, растений, развивающих в данном ценозе наибольшую массу.

Сообщества с подобным типом распределения фитомассы можно использовать лишь как пастбище для мелкого рогатого скота, ибо низкорослость и низкая продуктивность растений ценоза не позволяют проводить здесь сенокошение и выпас крупных животных.

Сосредоточение основной массы листвы в приземном слое и сравнительно невысокие величины проективного покрытия растений дают основание предположить, что световой режим здесь не лимитирует развитие растений. Привлечение данных микроклиматической съемки и наблюдений за режимом влажности почвы участка (устные сообщения) позволяет утверждать, что в данном ценозе развитие растений ограничивает недостаток доступной влаги в почве.

Резюмируя изложенное, считаем нужным отметить, что изучение вертикально-фракционной структуры фитомассы — необходимый и важный этап биогеоценологических исследований, позволяющий судить о полноте использования фитоценозом занимаемого пространства, выявить слои максимального накопления массы, где наиболее обострены конкурентные отношения растений в борьбе за свет, углекислоту и пр. Наличие подобных данных позволяет проводить ряд интересных сравнений как отдельных видов, так и ценозов в целом. Они также могут послужить основой для выделения различных биогеоценотических структур.

ЛИТЕРАТУРА

Программа и методика биогеоценологических исследований. (1966).

Совместная советско-монгольская комплексная биологическая экспедиция АН СССР и АН МНР.

Получено 25 VI 1973.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК (048)581.13 : 546.17 : 582.29

И. А. Шапиро

О МЕТАБОЛИЗМЕ АЗОТА В ЛИШАЙНИКАХ

I. A. SHAPIRO. ON THE NITROGEN METABOLISM IN LICHENS

Обзор литературных данных показывает, что разные виды лишайников отличаются содержанием и составом азотистых соединений. Особенности азотного обмена у них находятся в связи с двойственной природой этих организмов, что, в частности, проявляется в усвоении атмосферного и связанного азота. Пути усвоения азота и механизм его превращения в разных группах растений представляют большой теоретический и практический интерес. В последнее время эти процессы стали изучаться и в лишайниках, двухкомпонентных организмах, обладающих целым рядом физиологических особенностей.

Содержание азота и формы азотистых соединений в лишайниках. Количество общего азота в лишайниках, собранных в разных местах земного шара, колеблется от 0.42 до 4.5% на сухой вес (см. таблицу). Для сравнения напомним, что мицелий грибов содержит 5.81—6.05% общего азота (Беккер, 1963), вегетативные органы культурных растений — 0.8—2.4% белкового азота, а семена бобовых и масличных культур — 4—5.6% белкового азота на сухой вес (Плешков, 1965). Таким образом, по запасу азота только некоторые лишайники приближаются к грибам, которые считаются «белковыми» растениями. В то же время у многих других видов содержание азота очень невелико. Это вызывает удивление, поскольку большую часть лишайникового слоевища по весу и объему составляют грибные гифы.

От 60 до 90% всего азота в лишайниках участвует в построении белков (Goas, Bernard, 1967; Solberg, 1969; Шапиро, 1971). Изучению аминокислотного состава этих растений посвящены работы Рамакришнана и Субраманиана (Ramakrishnan, Subramanian, 1964, 1965, 1966a, б; Subramanian, Ramakrishnan, 1964, 1967), Хейла (Hale, 1967); Гоа и Бернара (Goas, Bernard, 1967); Сольберга (Solberg, 1969). Всего обнаружено более 20 аминокислот и амидов, преимущественно в связанном состоянии, и в их числе все 8 незаменимых для человека аминокислот: триптофан, фенилаланин, метионин, лизин, валин, треонин, изолейцин и лейцин. Самой распространенной оказалась глутаминовая кислота, которая количественно превосходит другие аминокислоты и амиды.

Поглощение атмосферного азота. Усвоение азота лишайниками зависит полностью от водорослей. В качестве фикобионтов у ряда видов содержатся синезеленые водоросли, по преимуществу *Nostoc*, которые, как известно, являются активными азотфиксаторами. Подсчитано, что синезеленые водоросли, образующие в горных районах так называемую «корочку выветривания», могут накапливать до 250 кг азота на гектаре (Красильников, 1956). Свободноживущие синезеленые водо-

Содержание общего азота в лишайниках

Вид	Содержание общего азота в % на сухой вес	Место сбора	Литературный источник
Alectoria impexa (Hoffm.) Nyl. . .	1.11	Норвегия	Solberg, 1967
A. jubata (L.) Nyl.	1.02	»	» »
A. nigricans (Ach.) Nyl.	0.53	»	» »
Cetraria islandica (L.) Ach. . . .	0.42	»	» »
» »	0.58	Ленинградская область	Шапиро, 1971
Cladonia alpestris (L.) Rabenh. . .	0.38	Норвегия	Solberg, 1967
» »	0.55	Ленинградская область	Шапиро, 1971
C. deformis (L.) Web.	0.61	Норвегия	Solberg, 1967
C. gracilis var. elongata (Jacq.) Vain.	0.67	»	» »
C. rangiferina (L.) Web.	0.45	»	» »
Dermatocarpon moulinsii (Mont.) Zahlbr.	3.20	Индия	Ramakrishnan, Subramanian, 1966б
Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. . .	2.56	Норвегия	Solberg, 1967
» »	2.20	Франция	Goas, Bernard, 1967
» »	1.59	Краснодарский край	Шапиро, 1971
L. laetivirens Zahlbr.	2.70	Франция	Goas, Bernard, 1967
Parmelia centrifuga (L.) Ach. . .	1.39	Норвегия	Solberg, 1967
Hypogymnia physodes (L.) Nyl. . .	1.05	»	» »
» »	1.14	Ленинградская область	Шапиро, 1971
Peltigera canina (L.) Willd. . . .	3.36	Индия	Subramanian, Ramakrishnan, 1964
» »	3.85	Карельская АССР	Шапиро, 1971
» »	4.25	Ленинградская область	» »
P. polydactyla (Neck.) Hoffm. . .	3.6—4.5	Англия	Smith, 1960a
Sticta sylvatica (Huds.) Ach. . . .	4.0	Франция	Goas, Bernard, 1967
Xanthoria parietina (L.) Th. Fr.	3.25	Норвегия	Solberg, 1967
» »	1.51	Литовская ССР	Шапиро, 1971
» »	2.10	Ленинградская область	» »

росли содержат азотфиксирующий ферментный комплекс нитрогеназу, общую, по-видимому, для всех азотфиксирующих организмов (Stewart и др., 1968).

В ряде работ последних лет (Fay и др., 1968; Stewart и др., 1969; Weare, Benemann, 1973) доказывается, что местом локализации нитрогеназы, а следовательно и азотфиксации, служат не вегетативные, а специальные клетки синезеленых водорослей, так называемые гетероцисты. Однако Смит и Ивенс (Smith, Evans, 1970) обнаружили высокую нитрогеназную активность в вегетативных клетках синезеленой водоросли *Anabaena cylindrica* Lemm. Эти авторы полагают, что Стюарт и сотрудники пользовались слишком высокими концентрациями реагентов, что привело в их опытах к ингибированию фермента в вегетативных клетках.

Поглощенный азот синезеленые водоросли способны отдавать в виде растворимых азотистых соединений. Бóльшая часть внеклеточного азота выделяется в форме пептидов; свободные аминокислоты, как правило, секретируются в малых количествах. Чаще всего сравнительный состав и количество внеклеточной фракции не зависят от того, поглощает ли водоросль элементарный азот, нитрат или аммонийные соли. Показано, что внеклеточные продукты синезеленых водорослей не являются результатом их автолиза, и, хотя их выделение неизменно сопутствует росту, относительные количества выделенных веществ меняются с изменением условий культуры. В более старых культурах, при недостатке минеральных питательных веществ, таких как железо, выделение азота в среду возрастает (Fogg, 1962). Стюарт (Stewart, 1963) изучал влияние возраста двух синезеленых водорослей *Nostoc entophytum* Born. et Flah. и *Calothrix scopulorum* (Weber et Mohr.) C. Ag. ex Born. et Flah. на высвобождение внеклеточного азота. Оказалось, что энергичная фиксация азота происходила у обоих видов в течение всего 24-дневного опыта. Обе водоросли показали высокую начальную скорость выделения азотистых продуктов, которая затем снижалась, а к концу опыта у *Calothrix* снова возрастала. В фильтрате было обнаружено несколько свободных аминокислот и гораздо больше связанных, среди которых преобладали глутаминовая кислота, аланин и лейцин в культуре *Calothrix* и глутаминовая кислота, треонин и основные аминокислоты у *Nostoc*.

Синезеленые водоросли, являющиеся фикобионтом лишайника, сохраняют способность фиксировать атмосферный азот и выделять азотистые соединения в окружающую среду. Исследования Хенриксон (Henriksson, 1951) показали, что *Nostoc* sp., изолированный из лишайника *Collema tenax* (Sw.) Ach., em. Degel., активно поглощал азот из воздуха, причем от 19 до 28% фиксированного азота выделялось в среду. Из дальнейших опытов (Henriksson, 1957) выяснилось, что количество выделяемого азота было наибольшим тогда, когда *Nostoc* sp. рос на безазотистой среде и в статической культуре. Присутствие же в среде нитрата натрия и качание культуры уменьшало секрецию азотистых веществ клетками водоросли.

Свойство синезеленых гонидий поглощать молекулярный азот и выделять его в виде связанного играет важнейшую роль в жизни лишайников. Благодаря этому свойству лишайники, содержащие *Cyanophyceae*, могут селиться на субстратах, крайне бедных азотистыми соединениями. Массэ (Massè, 1966, 1968) установил, что такие лишайники имели до 8% общего азота, в то время как в субстрате, на котором они росли, было не более 2% азота.

Интересуясь азотным балансом почв в безводной зоне Австралии, Роджерс и другие (Rogers и др., 1966) экспонировали 12 видов лишайников этого района в атмосфере с меченым азотом. Значительное включение метки, а следовательно, и поглощение атмосферного азота, наблюдалось только у лишайника *Collema coccophorus* Tuck., имеющего синезеленый водорослевый симбионт *Nostoc* sp.

В специально поставленных опытах Бонда и Скотта (Bond, Scott, 1955; Scott, 1956) лишайники *Collema granosum* (Scop.) Schaer., *Leptogium lichenoides* (L.) Zahlbr. и *Peltigera praetextata* (Flk.) Nyl., у которых фикобионтом является *Nostoc*, экспонировались в атмосфере N^{15}. В конце опыта меченый азот был обнаружен в слоевище. Способность фиксировать атмосферный азот открыта и у таких лишайников, как *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. и *Lobaria pulmonaria*, где *Nostoc* находится не в слоевище, а в особых образованиях, цефалодиях (Millbank, Kershaw, 1969, 1970; Kershaw, Millbank, 1970). Место фиксации азота было определено экспозицией целого слоевища, слоевища без цефалодий и изолированных цефалодий в атмосфере, обогащенной на 30% меченым азотом N^{15} при 25° в течение 96 часов. Оказалось, что значительное включение меченого азота происходило в слоевище с цефалодиями и в изолированные цефалодии, а слоевище без цефалодий совсем не поглощало N^{15}.

В работе 1972 г. Мильбанк выбрал для изучения азотфиксации лишайник *Peltigera canina*, наиболее богатый фикобионтом *Nostoc*. Диски интактного таллома, а также культура изолированных клеток *Nostoc* выдерживались в жидкой питательной среде, над которой пропускали газовую смесь с разным содержанием кислорода или совсем без него. О фиксации азота свидетельствовало наличие фермента нитрогеназы, активность которого измерялась методом восстановления ацетилена в этилен. Оказалось, что в талломе лишайника, особенно в растущих краях лопастей, активность нитрогеназы была выше, чем у свободноживущего фикобионта. Автор полагает, что густое сплетение грибных гиф создает вокруг клеток водоросли благоприятные для нитрогеназы анаэробные условия.

Весьма значительная фиксация азота зарегистрирована также в опытах Хенриксон и Симу (Henriksson, Simu, 1971) у лишайников *Collema tuniforme* (Ach.) Ach. и *Peltigera rufescens* (Weis) Humb. Лишайниковый материал, хранившийся в сухом состоянии от 1 дня до 30 недель, помещался в сосуды с водой. Количество поглощенного азота определялось также методом восстановления ацетилена. Данные этого эксперимента говорят о высокой резистентности лишайников к длительным периодам высушивания. При последующем смачивании фикобионт в большой степени восстанавливает способность снабжать таллом устойчивым потоком связанного азота. Хич и Стюарт (Hitch, Stewart, 1973), пользуясь той же методикой, установили, что нитрогеназная активность в лишайниках с синезеленым фикобионтом подвержена суточным и сезонным колебаниям.

Итак, лишайники с синезелеными гонидиями способны использовать атмосферный азот. Но таких лишайников в природе гораздо меньше, чем содержащих в качестве фикобионта зеленые водоросли. Усвоение азота у этих организмов происходит иным способом.

П о г л о щ е н и е с в я з а н н о г о а з о т а. Самой доступной формой минерального азота для лишайников являются соли аммония. Смит (Smith, 1960a) наблюдал, что всасывание нитратов дисками *Peltigera polydactyla* составило лишь 20% от поглощения аммонийных солей. Для сравнения можно указать, что для афиллофоровых грибов нитраты также нежелательны и не могут служить единственным источником азота (Маслова, 1972).

Поступая в слоевище, аммоний, по-видимому, участвует в построении аминокислот. Широкое распространение в лишайниках глутаминовой кислоты позволяет предполагать, что ее синтез, как и у грибов, является первой реакцией ассимиляции аммония. Углеродный скелет для нее и других аминокислот обеспечивается углеводами. В частности, поглощение глюкозы повышает усвоение аммония, видимо, потому, что усиливается гликолиз, в процессе которого образуется большое количество органических кислот. Усиление гликолиза в дисках лишайника при поглощении аммония доказывается также увеличением потребности дисков в кислороде (Smith, 1960a).

Лишайники поглощают не только минеральные, но и органические соединения азота. В опытах Смита диски лишайника, плавая на растворе аспарагина, усваивали до 1.500—2.250 μг азота на мг сухого веса за 24 часа. Параллельно с аспарагином из питательной среды поглощался и аммоний. Прибавление глюкозы тормозило всасывание аспарагина дисками *Peltigera polydactyla*, в то время как у грибов глюкоза, наоборот, стимулирует этот процесс. Всасывание аспарагина происходило как активный процесс: оно ингибировалось слабым раствором NaF, сопровождалось увеличением скорости дыхания, связанный аспарагин не вымывался обратно в среду. Как видно, этот амид поступает в диски целиком, а затем дезамидируется, поскольку в дисках аккумулируется не амидный, а аминный азот. Глутамин, глутаминовая и аспарагиновая кислота всасывались лишайниками слабее, чем аспарагин.

Р а с п р е д е л е н и е а з о т и с т ы х с о е д и н е н и й м е ж д у с и м б и о н т а м и. Преимущественной способностью поглощать не только атмосферный, но и связанный азот обладает в лишайниках зона водорослей (Smith, 1960b). Однако, поступив в слоевище, азотистые соединения тут же направляются к микобионту. В опытах Мильбанка и Кершоу (Millbank, Kershaw, 1969, 1970) в слоевище и в цефалодиях *Peltigera aphthosa* более 90% всего поглощенного азота оказалось сконцентрированным в микобионте. Для уточнения этого факта были проведены 26-дневные опыты при температуре 12°. Хотя при этом общее количество азота в слоевище постоянно возрастало, однако в водорослях оно достигло 7.5% (примерно в течение 4 дней) и затем оставалось постоянным. Следовательно, почти весь фиксированный азот секретировался в грибные нити и лишь небольшая его доля оставалась для роста клеток водоросли. Зеленому фикобионту *Peltigera aphthosa*, водоросли *Coccomyxa*, доставалась только 1/20 часть азота, направлявшегося из цефалодий в слоевище.

Иная картина распределения азота наблюдалась в лишайнике *Usnea barbata* Web. (Sosa-Bourdouil, 1944). В коровом слое, где клетки водоросли переплетены грибными гифами, содержалось 1.10% общего азота, а в центральном тяже, состоящем из одних гиф — всего 0.27%. Однако небелковый, растворимый азот составлял в коре 18% от общего, а в центральном тяже, т. е. в грибном компоненте, — 40%.

Наиболее вероятное объяснение полной передачи фиксированного азота клетками водоросли заключается в активном метаболическом контроле со стороны микобионта. Не исключено ингибирование белкового синтеза у водоросли, вследствие чего весь азот поступает непосредственно через клеточные стенки к аминокислотам и олигопептидам грибного компонента.

Потребность в азоте у лишайниковых грибов проявляется не сразу после прорастания спор. Ам Энде (Am Ende, 1951) показал, что прорастающие споры микобинта *Xanthoria parietina* в первые 16 дней на агаре с мочевиной, сульфатом и тартратом аммония развивались не лучше, чем на контрольном агаре без азота. Однако взрослые лишайниковые грибы, выращиваемые на синтетической среде, не безразличны к источникам азота. Так, наилучший рост микобионта *Lecidea steriza* (Ach.) Vain. наблюдался на аспарагине, а *Sarcogyne similis* H. Magn. — на пролине, в то время как на лизине эти грибы совсем не росли (Tomaselli, 1959). По данным других авторов (Della Torre, Poma, 1965), лучшим источником азота для микобионта *Sarcogyne similis* являлась аспарагиновая кислота, давшая 79.1 мг мицелия за 30 дней, далее следовали серусодержащие аминокислоты метионин и цистин, на валине роста не происходило.

Лучший рост грибов из *Cladonia cristatella* Tuck. и *Acarospora fuscata* Arn. поддерживался аланином, глутаминовой и аспарагиновой кислотами, аргинином и пролином. Кроме того, гриб из *C. cristatella* хорошо рос на аспарагине, а из *A. fuscata* — на серине. Для этих грибов несколько аминокислот оказались не очень действенными, а цистин, триптофан и ряд других — даже плохими источниками азота (Gross, Ahmadjian, 1966). Авторы объясняют такие различия тем, что грибы по-разному используют азотистые соединения; они также предполагают, что некоторые аминокислоты идут непосредственно на построение белков самих грибов.

О с о б е н н о с т и м е т а б о л и з м а а з о т а в л и ш а й н и к а х. В слоевище лишайника, как и в клетках высших растений, аминокислоты могут подвергаться переаминированию. В пяти видах *Lobaria* и *Sticta* измерена активность глутамат-оксалоацетат-трансаминазы (Bernard, Goas, 1969). В гомогенатах микобионта *Sarcogine similis* (Della Torre, Poma, 1966) обнаруживалась не только та аминокислота, которая поступала из питательной среды, но и ряд выработанных грибом аминокислот. Так, валин преобразовывался в аспарагиновую кислоту и аланин.

Для лишайников характерен такой важный процесс диссимиляции аминокислот, как их декарбоксилирование: у видов сем. *Stictaceae* (Bernard, 1969) обнаружен фермент глутамат-декарбоксилаза.

Однако в азотистом обмене лишайников имеются и свои характерные особенности. В слоевище лишайников *Lobaria pulmonaria*, *Sticta sylvatica*, *S. fuliginosa* Ach. и *S. limbata* Ach. были обнаружены моно-, ди- и триметиламин, а также аммиак (Bernard, Goas, 1968; Bernard, Larher, 1971). Поступающий в *Lobaria laetevirens* глицин C^{14} через 5 минут обнаруживался в монометиламине, а в 24- и 48-часовом опытах метка почти полностью переходила в ди- и триметиламин. Очевидно, в лишайнике происходит декарбоксилирование и окисление аминокислот и других соединений (глицина, метионина, саркозина, бетаина, холина) и постепенное их метилирование до триметиламина.

Известно, что в высших растениях большу́ю роль по обезвреживанию аммиака, образующегося при диссимиляции аминокислот и белков, играют амиды глутамин и аспарагин. В лишайниках амидный азот не накапливается (Smith, 1960a). Функцию глутамина и аспарагина может

выполнять мочевина. Ахмаджян (Ahmadjian, 1966) предположил, что в лишайниках мочевина либо поглощается извне, либо образуется микобионтом, например при разложении аргинина. Мочевина может накапливаться в коре или сердцевине и использоваться в нужных случаях. Кроме того, она способна повышать проницаемость водорослевых клеток. В пользу такого предположения говорит тот факт, что во многих изолированных микобионтах и ряде лишайников найден фермент уреаза (Galinou, 1954; Моисеева, 1961). Этот фермент гидролизует мочевину на аммоний и углекислый газ, которые могут оказывать сильное влияние на метаболизм водорослей. В определенные периоды фикобионты в лишайниках испытывают голодание по азоту: в *Peltigera polydactyla* количество общего азота было наименьшим в марте и октябре. С другой стороны, с марта по июнь и с октября по декабрь наблюдается наибольшая метаболическая активность в лишайниках. Возможно, что именно гидролиз мочевины обеспечивает водоросли, во-первых, аммонием, индуцирующим быстрое дыхание и разложение углеводов, и, во-вторых, углекислым газом, усиливающим фотосинтез.

В лишайниках, очевидно, имеет место и преобразование мочевой кислоты в мочевину по цепочке уриколиза — через аллантоин и аллантоиновую кислоту, так как обнаружены все ферменты этого преобразования: уриказа (Massé, 1969), аллантоиназа и аллантоиказа (Galinou, 1954).

По мнению Смита, лишайники получают соединения азота в виде аммония и аминокислот из дождевой воды, верхнего слоя почвы, древесной коры и других субстратов (Smith, 1960б). Кроме того, когда в сухие месяцы часть вегетативных клеток слоевища отмирает, высвобождающиеся амины и другие азотистые соединения, по-видимому, не минерализуются, а адсорбируются живыми клетками таллома.

Несмотря на быстрое включение азотистых соединений, синтез белка в лишайниках протекает очень медленно. Это подтверждается тем, что в дисках *Peltigera polydactyla* растворимый небелковый азот составлял 87—90% всего аммонийного азота, поглощенного при участии глюкозы. Интенсивность распада белка также невелика по сравнению с другими растениями: диски таллома *Peltigera polydactyla*, выдержанные в темноте на дистиллированной воде в течение семи дней, обнаруживали только 5—10% распада белка (Smith, 1960а).

Быстрое поглощение и накопление азотистых веществ наряду с медленным синтезом и распадом белков представляют собой, как видно, адаптацию лишайников к суровым условиям обитания. Определенную роль, несомненно, играет и строение слоевища, в связи с чем функции фиксации и превращений азота разграничены между симбионтами.

Таким образом, хотя в метаболизме азота у лишайников многое еще остается неясным, приведенные особенности этого процесса доказывают физиологическое своеобразие этих организмов.

ЛИТЕРАТУРА

Беккер З. Э. (1963). Физиология грибов и их практическое использование. — Красильников Н. А. (1956). Микрофлора высокогорных скальных пород и азотфиксирующая ее деятельность. Усп. совр. биол., XLI, 2. — Маслова Р. А. (1972). Рост и развитие некоторых афиллофоровых грибов на различных питательных средах. Канд. дисс., БИН. Л. — Моисеева Е. Н. (1961). Биохимические свойства лишайников и их практическое значение. — Плешков Б. П. (1965). Биохимия сельскохозяйственных растений. — Шапиро И. А. (1971). Азотсодержащие соединения у некоторых видов лишайников и их симбионтов. Материалы VI симпозиума микологов и лихенологов Прибалтийских республик, 1. — Ahmadjan, V. (1966). Lichens, Symbiosis, I. — Am Ende I. (1951). Zur Ernärungsphysiologie des Pilzes *Xanthoria parietina*. Arch. Mikrobiol., 15, 2. — Bernard T. (1969). Contribution à l'étude du métabolisme azote des Lichens. Activité de la glutamate décarboxylase de cinq espèces de la famille des Stictacées. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D., 269, 8. — Bernard T., G. Goas. (1968). Contribution à l'étude du métabolisme azote des Lichens: caractérisation et dosage des méthylamines des quelques espèces de la famille des Stictacées. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D., 267, 6. — Bernard T., G. Goas. (1969). Contribution à l'étude du métabolisme azote des Lichens.

Mise en evidence de quelques transaminases: activité de la glutamate-oxaloacetate transaminase dans cinq espèces de la famille des Stictacées. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D., 269, 17. — Bernard T., F. Larher. (1971). Contribution à l'étude du métabolisme azote des Lichens: rôle de la glycine ^{14}C-2 dans la formation des méthylamines chez *Lobaria laetevirens* Zahlbr. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D., 272, 4. — Bond G., G. D. Scott. (1955). An examination of some symbiotic systems for fixation of nitrogen. Annals of Botany, 19, 73. — Della Torre B., G. Poma. (1965). Utilizzazione di azoto aminico ed inorganico da parte del micobionte lichenico in *Sarcogyne similis* H. Magn. in cultura pura. Atti Ist. Bot. Lab. Crit. Univ. Pavia, Ser. 6, 1. — Della Torre B., G. Poma. (1966). Ricerche cromatografiche sulla utilizzazione di azoto, aminicoed inorganico, da parte del micobionte lichenico in *Sarcogyne similis*, in cultura pura. Atti Ist. Bot. Lab. Crit. Univ. Pavia, Ser. 6, 7. — Fay P., W. D. P. Stewart, A. E. Walsby, G. E. Fogg. (1968). Is the heterocyst the site of nitrogen fixation in blue-green algae? Nature, 220, 23. — Fogg G. E. (1962). Nitrogen fixation. Physiology and Biochemistry of Algae. — Galinou M. A. (1954). Sur la mise en evidence de quelques biocatalyseurs chez les Lichens. Huitième Congrès international de Botanique. Paris C. R. des séances et rapports et communications déposés lors du congrès dans la section 18. — Goas G., T. Bernard. (1967). Contribution à l'étude du métabolisme azote des Lichens: les différentes formes d'azote de quelques espèces de la famille des Stictacees. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D., 265, 17. — Gross M., V. Ahmadjan. (1966). The effects of L-amino acids on the growth of two species of lichen fungi. Svensk. Bot. Tidskr., 60, 1. — Hale M. E. Ir. (1967). The biology of lichens. — Henriksson E. (1951). Nitrogen fixation by a bacteria-free, symbiotic *Nostoc* strain isolated from *Collema*. Physiologia Plantarum, 4. 3. — Henriksson E. (1957). Studies in the physioloy of the lichen *Collema*. I. The production of extracellular nitrogenous substances by the algal partner under various conditions. Physiologia Plantarum, 10. — Henriksson E., B. Simu. (1971). Nitrogen fixation by Lichens. Oikos, 22, 1. — Hitch C. J. B., W. D. P. Stewart. (1973). Nitrogen fixation by Lichens in Scotland. New Phytol., 72, 3. — Kershaw K. A., J. W. Millbank. (1970). Nitrogen metabolism in lichens. II. The patition of cephalodial-fixed nitrogen between the mycobiont and phyco ionts of *Peltigera aphthosa*. New Phytol., 69. 1. — Massé L. J.-C. (1966). Etude comparée des teneurs en azote total des Lichens et de leur substrat: les espèces à gonidies Cyanophycées. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 263, 7. — Massé L. J.-C. (1968—1969). Un aspect de la symbiose lichenique: la nutrition azotee des thalles. Mem. Sos. Bot. France. — Massé L. J.-C. (1969). Quelques aspects de l'uricolyse enzymatique chez les Lichens. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 268, 24. — Millbank J. W. (1972). Nitrogen metabolism in Lichens. IV. The nitrogenase activity of the Nostoc phycobiont in *Peltigera canina*. New Phytologist, 71, 1. — Millbank J. W., K. A. Kershaw. (1969). Nitrogen metabolism in Lichens. I. Nitrogen fixation in the cephalodia of *Peltigera aphthosa*. New Phytol., 68, 3. — Millbank J. W., K. A. Kershaw. (1970). Nitrogen metabolism in Lichens. III. Nitrogen fixation by internal cephalodia in *Lobaria pulmonaria*. New Phytol., 69, 3. — Ramakrishnan S., S. S. Subramanian. (1964), Amino acids of *Rocella montagnei* and *Parmelia tinctorum*. Ind. J. Chem., 2, 11. — Ramakrishnan S., S. S. Subramanian. (1965). Amino acid composition of *Cladonia rangiferina*, *Cladonia gracilis* and *Lobaria isidiosa*. Cur. Sci., 34, 11. — Ramakrishnan S., S. S. Subramanian. (1966a). Amino acids of *Lobaria subisidiosa*, *Umbilicaria pustulata*, *Parmelia nepalensis* and *Ramalina sinensis*. Cur. Sci., 35, 5. — Ramakrishnan S., S. S. Subramanian. (1966б). Amino acids of *Dermatocarpon moulinsii*. Cur. Sci., 35, 11. — Rogers R. W., R. T. Lange, D. J. D. Nicholas. (1966). Nitrogen fixation by lichens of arid soil crusts. Nature, 209, 5018. — Scott G. D. (1956). Further investigation of some Lichens for fixation of nitrogen. New Phytol., 55, 1. — Smith D. C. (1960a). Studies in the physiology of Lichens. 1. The effects of starvation and of ammonia absorption upon the nitrogen content of *Peltigera polydactyla*. Ann. Bot., 24, 93. — Smith D. C. (1960б). Studies in the physiology of Lichens. 2. Absorption and utilization of some simple organic nitrogen compounds by *Peltigera polydactyla*. Ann. Bot., 24, 94. — Smith D. C. (1960в). Studies in the physiology of Lichens. 3. Experiments with dissected discs of *Peltigera polydactyla*. Ann. Bot., 24, 94. — Smith R. V., M. C. W. Evans. (1970). Soluble nitrogenase from vegetative cells of the blue-green alga *Anabaena cylindrica*. Nature, 225, 5239. — Snyder J. M., L. H. Wullstein. (1973). Nitrogen fixation on granite outcrop pioneer ecoystems. Bryologist, 76, 1. — Solberg Y. J. (1967). Studies on the chemistry of Lichens. IV. The chemical composition of some Norwegian lichen species. Ann. Bot. Fennici, 4, 1. — Solberg Y. J. (1969). Studies on the chemistry of Lichens. VII. Chemical investigation of the lichen species *Lecanora* (*Aspicilia*) *myrinii* (Fr.) Nyl. Zeitschr. Naturforcsh., 24b. — Sosa-Bourdouil C. (1944). Sur la biologie et le chimisme d'un Lichen (*Usnea barbata* Web.). C. R. Acad. Sci. Paris, 218, 4. — Stewart W. D. P. (1963). Liberation of extracellular nitrogen by two nitrogen fixing blue-green algae. Nature, London; 200, 4910. — Stewart W. D. P. (1967). Nitrogen-fixing plants. Science, 158, 3807. — Stewart W. D. P., G. P. Fitzgerald, R. H. Burris. (1968). Acetylene reduction by nitrogen-fixing blue-green algae. Arch. Mikrobiol., 62, 4. — Stewart W. D. P., A. Haystead, H. W. Pearson. (1969). Nitrogenase activity in heterocysts of blue-green algae. Nature, 224, 5216. — Subramanian S. S., S. Ramakrishnan. (1964). Amino acids of *Peltigera canina*. Cur. Sci., 33, 17. — Subrama-

n i a n S. S., S. R a m a k r i s h n a n. (1967). Significance of amino acids in lichen chemotaxonomy. Bull. Nat. Inst. Sci. India, 34. — T o m a s e l l i R. (1959). Gli aminoacidi come fonte di azoto nella crescita «in vitro» di micosimbionti lichenici. Atti Ist. Bot. Lab. Critt. Univ. Pavia, Ser. 5, 16. — W e a r e N. M., J. R. B e n e m a n n. (1973). Nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica.* I. Localization of nitrogen fixation in the heterocysts. Arch. Mikrobiol., 90, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 8 VI 1973.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.9 (471.3)

К. П. Алявдина, В. П. Виноградова. О п р е д е л и т е л ь р а с т е н и й. Под научной редакцией О. Н. Шалыгановой. Верхне-Волжское книжное издательство, Ярославль, 1972, 399 стр. с илл.

P. I. B E L O Z E R O V. *K. P. ALYAVDINA, V. P. VINOGRADOVA.* HANDBOOK OF PLANTS, 1972

Вышел из печати определитель растений, составленный работниками кафедры ботаники Ивановского сельскохозяйственного института К. П. Алявдиной и В. П. Виноградовой. В отличие от других изданий такого рода, в заголовке книги не указано, на какую территорию определитель рассчитан. Ответ на этот вопрос можно найти лишь в предисловии, где указывается, что книга составлена на основе изучения авторами флоры Ивановской области и что ею в равной мере можно пользоваться и в ряде других областей — Владимирской, Ярославской, Костромской, Калининской и Вологодской, флора которых мало отличается от флоры Ивановской области.

Книга была подготовлена еще в 1967—68 гг. как определитель растений Ивановской области. Но Верхне-Волжское книжное издательство, куда он был представлен, длительное время воздерживалось от его опубликования; считалось, что, поскольку определитель рассчитан всего лишь на одну область, тираж его издания мог быть очень небольшим и убыточным для издательства. В конечном счете было решено без всякой существенной переработки распространить его действие на несколько областей и издать большим тиражом, снабдив вышеназванным предисловием, расширяющим его действие.

Попутно следует отметить, что к этому же времени в Издательство был представлен исправленный для второго издания «Определитель растений Ярославской области». В первом издании под редакцией В. К. Богачева он вышел в 1961 г., получил высокую оценку, быстро разошелся и явился хорошим пособием по определению растений не только Ярославской, но и соседних областей, в частности Костромской. Но этот определитель не был принят издательством для повторного опубликования.

Авторы рассматриваемой книги проделали большую и кропотливую работу по изучению флоры Ивановской области и написанию определителя растений, который несомненно явится полезным пособием для любителей природы местного края. В определителе описаны как дикорастущие, так и культурные папоротникообразные и семенные растения. Всего приводится 995 видов, встречающихся в Ивановской области, относящихся к 454 родам и 102 семействам. По каждому виду указывается форма роста, высота растения, дается краткая характеристика строения вегетативных и генеративных органов, даются сведения о времени цветения, о местах обитания и встречаемости и для многих растений отмечается их практическое значение и возможность применения. Синонимы названий растений приводятся очень редко.

В книге даны таблица для определения семейств и таблицы для определения родов и видов растений. Книга довольно хорошо иллюстрирована (8 цветных таблиц и 216 рисунков растений и строения их органов).

В определителе имеется ряд недостатков. Отсутствуют сведения о литературных источниках, флористических и гербарных сборах, которые послужили основой для написания книги. Нет методических указаний к пользованию таблицами определителя, а также объяснений некоторых терминов. Например, на странице 3 теза гласит — травы и полукустарники, а антитеза — деревья, кустарники и кустарнички. Многие читатели, которые будут пользоваться определителем, встретят при этом затруднения, не зная различий между кустарниками, полукустарниками и кустарничками; следовало бы дать краткую характеристику этих групп растений и показать различие между ними на конкретных примерах.

В определителях растений обычно сообщают данные об их распространении с указанием административных районов, где они встречаются часто, а для растений редких, заносных и недавно выявленных приводят местонахождения и (сокращенно) фамилии исследователей, впервые обнаруживших в области данное растение. В рецензируемом определителе такие сведения отсутствуют, что снижает его научную ценность. А между тем растений редких и недавно выявленных в местной флоре в определителе приводится довольно много, например *Ranunculus stevenii* Andrz., *Aruncus vulgaris* Raf., *Rubus nessensis* W. Hall., *Sanguisorba officinalis* L., *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., *Amaranthus lividus* L., *Geranium bohemicum* L., *G. molle* L., *Jasione montana* L., *Petasites hybridum* (L.) Gaertn. и др.

В определителе не показана принадлежность видов растений к жизненным формам по Раункиеру. В этом отношении он значительно уступает упомянутому определителю Богачева, в котором указывается принадлежность растений к жизненным формам, сообщается о распространении растений, а для редких и заносных показано, кем и где они были найдены, и приводятся некоторые другие ценные сведения. В рассматриваемой книге недостаточно внимания уделено показу практического значения некоторых растений, например не сообщается о лечебном применении таких ценных лекарственных растений, как плаун-баранец, плаун булавовидный, щитовник мужской, пастушья сумка, дягиль лекарственный, василек синий и др.

При написании определителя, видимо, не было принято во внимание последнее издание «Флоры» П. Ф. Маевского (П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР, 1964). В ней указано немало растений со специальными ссылками на встречаемость их в Ивановской области, но в рецензируемом определителе они совсем не приводятся, например *Potentilla fruticosa* L., *Rumex longifolius* DC., *Dianthus stenocalyx* (Trautv.) Juz., *Epilobium collinum* Gmel., *Artemisia marschalliana* Spreng., *A. austriaca* Jacq., *Onopordum acanthium* L. В определителе описано всего лишь 9 видов манжеток, другие виды, которые приводятся для Ивановской области во «Флоре» Маевского, в него не вошли: *Alchemilla gibberulosa* Lindb. fil., *A. gluphodonta* Juz., *A. plicata* Buser, *A. conglobata* Lindb. f., *A. leiophylla* Juz., *A. litwinowii* Juz., *A. lindbergiana* Juz., *A. subcrenata* Buser, *A. substrigosa* Juz., *A. semilunaris* Alech., *A. breviloba* Lindb. f., *A. cymatophylla* Juz., *A. glabricaulis* Lindb. f. Встречаются они сравнительно редко, но есть и довольно часто встречающиеся, например *A. subcrenata* Buser. Для сопоставления уместно отметить, что в определителе растений Ярославской области (1961) описан 21 вид манжеток, а во флоре Костромской области их насчитывается 16 видов.

Из предисловия видно, что помимо Ивановской определитель рассчитан на Ярославскую, Костромскую, Владимирскую, Калининскую и Вологодскую области. В то же время при его подготовке не были использованы флористическая литература и гербарии по этим областям и не включены в определитель очень многие встречающиеся в их флоре виды растений, которые неизвестны в Ивановской области.

По Ярославской области важным флористическим источником является «Определитель растений Ярославской области» (1961), в котором описано 1064 вида растений, а в рецензируемом определителе их всего 995, т. е. на 69 видов меньше. Не учтена и рецензия на этот определитель, опубликованная в «Ботаническом журнале» (т. 49, вып. 1, 1964), и некоторые недостатки ярославского издания повторились. В подготовленной рукописи для второго издания определителя растений Ярославской области описано 1130 видов, на 135 видов больше, чем их приводится во флоре Ивановской области. По Костромской области не были использованы флористические статьи автора настоящей рецензии, опубликованные в «Ботаническом журнале»: «О распространении некоторых видов сорных растений на северо-восток европейской части СССР» (т. 45, вып. 8, 1960), «Новые виды растений для флоры Костромской области» (т. 51, вып. 6, 1966) и др.

Существенным недостатком определителя является его неполнота. В этом можно легко убедиться на примере Костромской области. В подготовленной нами рукописи «Флора Костромской области» на 1972 г. насчитывалось 1304 вида семенных и папоротникообразных дикорастущих и культурных растений, а в определителе их описано всего лишь 995 видов. Таким образом, более 300 видов растений, встречающихся в Костромской области, нельзя определить по этому определителю. Из сем. крестоцветных в Костромской области выявлено 57 видов, а в определителе приводится всего лишь 46. Не включены, например, *Cardaria draba* (L.) Desv., *Lepidium apetalum* Willd., *L. latifolium* L., *L. campestre* (L.) R. Br., *L. sativum* L., *Sisymbirium altissimum* L., *S. wolgense* M. B., *Allyssum desertorum* Stapf, *A. maritimum* Lam., *Matthiola incana* R. Br. Из сем. розоцветных в определителе Алявдиной и Виноградовой приводятся 57 видов, а в Костромской области их более 80, из сем. маревых соответственно 10 видов и 19 видов, из сем. сложноцветных 93 вида и 137 видов.

Особенно недостаточно отражен состав флоры культурных растений. Авторы определителя не учли, что за последние десятки лет флора Ивановской, Костромской и соседних с ними областей сильно обогатилась новыми культурными садовыми, овощными и особенно декоративными растениями. Из культурных деревьев и кустарников, распространенных в Костромской области, в определителе не описаны: *Picea pungens* Engelm., *Juglans manshurica* Maxim., *Malus prunifolia* (Willd.) Borkh., *M. baccata* (L.) Borkh., *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim., *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott, *Cotoneaster lucida* Schlecht., *Cerasus besseyi* Bailey, *Rosa rugosa* Thunb., *Syringa jasikaea* Jacq., *Viburnum lantana* L., *Symphoricarpos albus* (L.) Blake, *Elaeagnus argentea* Pursh, *Hippophaë rhamnoides* L., *Thelycrania sanguinea* (L.) Fourr. и др. Не описаны очень многие повсеместно распространенные декоративные травянистые растения: *Paeonia* spp., *Phlox* spp., *Polygonum sachalinense* F. Schmidt, *Salvia splendens* Ker-Gawl., *Nicotiana affinis* Moore, *Petunia hybrida* Vilm., *Antirrhinum majus* L., *Nemesia* spp., *Solidago canadensis* L., *Aster* spp., *Calendula officinalis* L., *Zinnia elegans* Jack., *Rudbeckia laciniata* L., *Dahlia pinnata* Cav., *Tagetes* spp., *Chrysanthemum* spp., *Lilium* spp., *Tulipa* spp., *Gladiolus* spp., *Narcissus* spp. и др.

Нельзя не обратить внимание на отсутствие в определителе основного кормового растения местного края — клевера красного посевного. Утверждение авторов книги на стр. 81, что культивируется *Trifolium pratense* L., не является правильным, на полях совхозов и колхозов высевается *Trifolium sativum* Crome (см. «Флора СССР», т. 11, стр. 252, 1945).

В предисловии авторы утверждают, что флора Костромской и других областей мало отличается от флоры Ивановской области. Это не совсем так. Флоры Костромской и тем более Вологодской области заметно отличаются от флоры Ивановской области. Костромская область, в отличие от Ивановской, имеет очень высокую лесистость (в настоящее время 67% территории), а в Ивановской она в 1.5 раза меньше. В Костромской области произрастают сибирские виды, которых нет в Ивановской области: *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Atragene sibirica* L., *Actaea erythrocarpa* Fisch. Они придают значительное своеобразие Костромской флоре. Пихта сибирская в северных и северо-восточных районах Костромской области является важной лесообразующей породой, составляя до 10% от еловых насаждений. Из определителя видно, что в лесах Ивановской области она не растет, а встречается лишь в садах и парках как культурное заносное декоративное растение. Костромская и Ивановская области занимают разное положение в подзонах лесной зоны. Две трети Костромской области расположены в восточной провинции подзоны южных хвойных лесов, для которой характерно наличие сибирских хвойных пород, остальная площадь находится в западной провинции этой подзоны. Около половины территории Ивановской области находится в подзоне смешанных лесов и остальная ее часть — в подзоне южных хвойных лесов.

В определителе не дается списка литературы по флоре даже самой Ивановской области. А такой список всегда очень необходим, он ориентирует пользующихся определителем на глубокое ознакомление с флорой местного края, с историей ее изучения. Цветные таблицы не вшиты в книгу, а вложены в виде вкладыша, который легко выпадает и может быстро потеряться. Имеют место неоговоренные опечатки, например на стр. 91 вместо горох полевой напечатано горох волевой. Допущены ошибки и на вкладыше с перечнем замеченных опечаток: вместо лютика ядовитого ошибочно напечатано «лютик ползучий», вместо барбариса обыкновенного стоит «В. обыкновенный».

Имеющиеся недостатки, конечно, снижают ценность определителя. Но если учесть, что обычные, широко распространенные дикорастущие растения местной флоры в нем приведены довольно полно, то можно не сомневаться, что он явится полезным пособием для любителей природы по определению растений.

Вызывает недоумение, почему Верхне-Волжское книжное издательство распространило действие определителя, подготовленного для одной области, на ряд других областей без необходимой в таком случае переработки. Если возникла такая необходимость, то следовало бы потребовать от составителей переработать определитель с полным использованием флористической литературы и гербарных сборов всех тех областей, на которые он рассчитан, и желательно с привлечением ботаников-флористов из этих областей к участию в его пополнении и переработке. Только тогда, действительно, можно было бы получить полноценный определитель на обширную территорию, указанную в предисловии к изданию.

П. И. Белозеров.

остромской
педагогический институт.

Получено 5 VII 1973.

УДК 019.941 : 574.9 : 581.9 (476)

Н. В. Козловская, В. И. Парфенов. Хорология флоры Белоруссии. Под редакцией акад. АН БССР И. Д. Юркевича. Академия наук Белорусской ССР. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича. Изд. «Наука и техника», Минск, 1972 г., 308 стр. Цена 1 р. 67 к.

M. I. KOTOV. *N. V. KOZLOVSKAYA, V. I. PARFYONOV*. CHOROLOGY OF BELORUSSIAN FLORA, 1972

Следует приветствовать инициативу белорусских ботаников, которые опубликовали очень нужную книгу, хороший справочник по хорологии, в котором опубликовано 218 карт распространения растений в Белоруссии. На картах черными кружками обозначены гербарные данные, светлыми — литературные данные. В работе имеются четыре главы: 1) Общая характеристика флоры Белоруссии. (Состав флоры. Видовая насыщенность и общность флоры. Географические элементы флоры и флористические

связи); 2) Географическое распространение в республике и экология характерных видов растений и сравнение их с общим ареалом; 3) Обусловленность распространения и адаптация растений на границах ареалов; 4) Влияние антропогенных факторов на изменение границ ареалов растений и состав флоры. В БССР уже опубликованы 5 томов «Флоры Белорусской ССР» (1949—1959) и «Определитель растений Белоруссии» (1967). Изданные в «Хорологии» карты распространения растений являются ценным дополнением, иллюстрирующим эти работы. Авторы «Хорологии» использовали материалы гербариев всех белорусских ботанических учреждений, Ботанического института АН СССР, Вильнюсского университета, Института ботаники АН Литовской ССР. Но они, видимо, забыли, что в Киеве в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР имеется крупный гербарий, в котором хранятся большие сборы растений по Белоруссии, особенно в гербарии И. Ф. Шмальгаузена. В том же гербарии хранятся сборы И. К. Пачоского, автора капитальной работы «Флора Полесья и прилежащих местностей» (1901). Имеются в украинском гербарии также материалы по Полесью, собранные в разное время в Белоруссии Е. И. Бордзиловским, особенно много растений из окрестностей Минска, а также позднее собранные растения украинских ботаников по южному Полесью, в частности сборы А. И. Барбарича. Последний даже опубликовал монографию «Флора і рослинність Полісся Української РСР» (изд. Киевского университета им. Т. Г. Шевченко) в книге «Нариси про природу і сільське господарство Українського Полісся» (Киев, 1955, стр. 269—320). К этой книге приложен альбом из 36 карт, из них на картах 7—11 даны точечные ареалы распространения 27 видов растений, наиболее характерных для Полесья. На стр. 283 своей работы Барбарич пишет, что флора Украинского Полесья на 311 видов богаче флоры Белорусского Полесья. Не использованы авторами «Хорологии» также и многие статьи по флоре и растительности Полесья, опубликованные в «Украинском ботаническом журнале», указаны лишь единичные работы Д. Н. Доброчаевой, М. В. Клокова и Г. А. Смыка. Не учитывают авторы «Хорологии» и того, что в УССР опубликована 12-томная «Флора УРСР» (1936—1965) и два издания «Определителя растений УССР» («Визначник рослин УРСР», 1950, 1965), в которых приведены сведения по распространению растений в южной части Полесья. Авторы «Хорологии» нередко как бы гадают, встречаются ли приведенные ими на картах растения к югу или к востоку от Белоруссии. Особенно это видно из пояснений к картам распространения *Carpinus betulus* L., *Daphne cneorum* L., *Rhododendron luteum* Sweet (последний вид авторами «Хорологии» ошибочно указан для Подолии) и др.

Общее впечатление от карт, опубликованных В. Н. Козловской и В. И. Парфеновым, то, что на них приведено очень ограниченное количество точек, особенно по гербарным материалам. Карты не отображают богатство растительных ресурсов Белоруссии, запасы полезных растений (лекарственных, кормовых, пищевых, дубильных и др.), не выявляют обилие сорняков, очаги их массового распространения. Авторы карт приводят многие адвентивные растения, указывая их как редкость для того или другого района, но следовало было бы все адвентивные растения выделить в один список, указать, когда они появились (примерно) и откуда. Авторы «Хорологии» постоянно цитируют две зарубежных работы (H. Meusel, E. Jäger, E. Weinert «Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora», Jena, 1965 и «Vergleichende Chorologie» Band 2, manuscr., тех же авторов), но они забывают, что в этих работах ареалы видов в пределах СССР неоригинальны и не всегда верны. Используя эти сводки, они даже считают, что наш *Dryopteris filix-mas* относится к неотропическому геоэлементу, а *Lythrum salicaria* и *Bidens tripartita* — к палеотропическому.

Авторы «Хорологии» сравнивают флору Белоруссии по количеству видов с флорами Польши, средней полосы европейской части СССР, Латвии, Литвы и Ленинградской области, но совершенно упустили сравнить флору Белорусского Полесья с флорой Украинского Полесья. Большим недостатком карт распространения растений по Белоруссии является также и то, что на них не приведены контуры геоботанических подзон и округов, выделенных И. Д. Юркевичем и В. С. Гельтманом (1969 г.), которые приняты авторами этих карт. Согласно этому районированию, территория Белоруссии разделена с севера на три геоботанические подзоны и семь округов; в списке литературы не указано, где опубликована работа Юркевича и Гельтмана.

Авторы «Хорологии» не проработали критически видовой состав «сборных» видов своей флоры и до сих пор оперируют такими названиями, как *Valeriana officinalis* L., *Trapa natans* L., *Potentilla cinerea* Chaix ex Vill., *Prunus spinosa* L. (не различаются виды *P. spinosa* L. s. str. и *P. stepposa* Kotov).

Названия растений не всегда согласованы с названиями, приведенными во «Флоре БССР» и в «Определителе растений Белоруссии», это особенно досадно, когда растения приводятся под названиями, нам еще мало известными, например *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. (вместо *V. officinale*), *Ulmus carpinifolia* Rupp. ex G. Suchov (вместо *U. campestris*), *Agrimonia procera* Willr. (вместо *A. odorata*) и т. п. Произошло это потому, что авторы использовали не опубликованную в то время книгу С. К. Черепанова «Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР», а их работа вышла раньше, но в таком случае следовало бы привести старое название хотя бы в скобках.

Интересно написана очень сжатая глава IV. В ней указано, что за последние 100 лет со времени гербарных сборов Пабо, Чалковского и Довнара из флоры Белоруссии исчезло около 70 видов, ранее встречавшихся на территории республики, в том числе даже виды, зафиксированные гербарными материалами в начале XX века. Ряд растений, в частности *Astrantia major*, *Lunaria rediviva*, *Cypripedium calceolus*, *Anemone silvestris*, находятся на грани исчезновения. Необходимо принять меры к их охране и организовать в Белоруссии большее количество заповедников и заказников.

М. И. Котов.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного
Академии наук Украинской ССР,
г. Киев.

Получено 5 VI 1973.

УДК 633.2/.3+631.553

Создание и использование культурных пастбищ и сенокосов, 1973. Записки Ленинградского сельскохозяйственного института, том 184, вып. 3 : 1—146

E. P. MATVEEVA. (A REVIEW). THE GROWING AND UTILIZATION OF CULTIVATED PASTURES AND MEADOW LANDS, 1973

Вышедший в свет очередной выпуск «Записок Ленинградского сельскохозяйственного института» должен привлечь широкий круг читателей не только агрономического профиля, но и ботаников в связи с помещением в нем исключительно содержательной статьи И. В. Ларина (посмертно). Она называется «Природные сенокосы и пастбища СССР и пути их преобразования». В этой статье И. В. Ларин обобщил свои многочисленные материалы и мысли, волновавшие его в последние годы, особенно в связи с предстоящим в 1974 г. в Москве XII Международным лугопастбищным конгрессом.

Статья содержит сведения о площади сенокосов и пастбищ СССР, размещении их по природным зонам и республикам, составе их флоры, эдификаторах и доминантах травостоев, относительном кормовом значении отдельных групп растений, химическом составе растений основных ботанических семейств. Уделено внимание в статье и перспективам введения в культуру дикорастущих растений, биологической и хозяйственной продуктивности природных сенокосов и пастбищ и их реконструкции.

Все вопросы, рассматриваемые в этой капитальной работе, обсуждены ее автором, И. В. Лариным, с присущим ему размахом с позиций нужд народного хозяйства. Эта статья несомненно заинтересует не только отечественных ученых, лекторов, работников планирующих организаций, агрономов, студентов, но и ученых зарубежных стран, так как она несет большую деловую информацию.

Все другие публикации этого выпуска посвящены более частным вопросам кормопроизводства в Ленинградской и других областях Северо-запада РСФСР.

В статье И. П. Дроздова «Природные луга Ленинградской области и их улучшение» сообщается о планировании коренного и поверхностного улучшения кормовых угодий этой области, приведены данные о площади сенокосов и пастбищ по административным районам. Дается краткая характеристика состава травостоев лугов, сообщаются данные о их продуктивности, культуртехническом состоянии и мерах по их улучшению. Однако содержание этой статьи неоригинально. По сенокосам и пастбищам Ленинградской области имеются более обстоятельные публикации.

Другая статья того же автора совместно с А. И. Полежаевой «Пойменные луга низовий р. Северной Двины и эффективность применения на них минеральных удобрений» имеет прикладное значение.

Статья К. А. Белеховой «Структура урожая многолетних злаков при сенокосном использовании», базирующаяся на оригинальных исследованиях, представляет научный и практический интерес. В ней охарактеризована реакция нескольких видов злаков на удобрения, особенно азотные, — формирование специфических структур травостоев, повышение урожая и улучшение химического состава разных частей растений (листьев, влагалищ, стеблей, соцветий).

В сообщении Н. А. Донских «Эффективность азотного удобрения при поливе культурного пастбища в условиях совхоза „Лужский" Ленинградской области» показаны результаты опытов автора. Подобных работ для зоны достаточного увлажнения еще очень мало, так как до недавнего времени фактор влаги в ней не считался критическим. Между тем, несмотря на в общем достаточное количество осадков в этой зоне, их неравномерное выпадение часто является препятствием для выявления потенциальных возможностей формирования урожая растениями. Это очень убедительно показано автором.

Статья И. П. Лепковича «О применении минеральных азотных удобрений при выращивании красного клевера в условиях Ленинградской области» отражает результаты опытов автора. Опыты показали, что и чистые посевы клевера в первый год пользования эффективно используют минеральный азот при норме 60 кг/га при дробном двукратном внесении (по 30 кг/га весной и после первого скашивания). При четырехкратном пастбищном использовании указанная норма азота эффективна во все годы жизни клевера при внесении удобрения под I и II стравливания. Применение более

высоких доз азота под чистый посев клевера красного нецелесообразно, хотя и не вызывает заметного угнетения растений.

Статья того же автора, написанная совместно с Н. И. Серовой, «Влияние минеральных азотных удобрений на урожай пастбищных травостоев с различными бобовыми и злаковыми компонентами» освещает различную реакцию клеверов лугового и ползучего в смеси с мятликом луговым и овсяницей красной на минеральные азотные удобрения в норме N_{30} и N_{60}. Ввиду того что опыт с клевером белым длился всего три года, реакция этого медленно развивающегося долголетнего растения на минеральные азотные удобрения проявилась не полностью и не может характеризовать его отношение к удобрению в течение всей его жизни. Но выводы, полученные для краткосрочных посевов клевера лугового, представляют определенный прикладной интерес. Наблюдения показали, что минеральный азот, положительно влияющий в первый год на развитие клевера красного и его травосмеси со злаками, в дальнейшем оказывается ненужным, когда развившийся клевер сам становится поставщиком азота для злакового компонента. Медленно развивающийся клевер ползучий, в противоположность красному клеверу, в первые годы жизни не обеспечивает в должной мере азотом злаковые компоненты травосмеси и последние нуждаются в азотных удобрениях.

В статье В. П. Митрофановой «Влияние минеральных удобрений на урожайность культурного пастбища на карбонатной почве Псковской области» показана эффективность минеральных удобрений в норме P_{30} K_{60} и N_{60}.

В сообщении И. А. Тихомировой «Эффективность различного распределения доз азотных удобрений на злаковом пастбищном травостое» дается заключение о целесообразности внесения азота дозами, возрастающими от весны к осени. При этом достигается равномерность выхода пастбищной продукции и возможность проведения пятого стравливания.

Сообщение А. П. Кретовой и И. А. Тихомировой «Формирование злако-бобового пастбищного травостоя при умеренном минеральном азотном питании» подтверждает известное положение о целесообразности внесения азотных удобрений по N_{30} в два срока в неблагоприятные годы для развития даже травостоев с бобовыми и малую эффективность их при большой доле участия бобовых (50—55%) в травостое.

Статья Г. А. Чугуновой «Значение последействия летнего внесения азотных удобрений при формировании урожая культурных пастбищ по стравливаниям» содержит сведения о пятилетних наблюдениях, в результате которых делается заключение о целесообразности внесения азота в любые сроки. Но при трехкратном внесении, весной и после второго и третьего стравливания, больше обеспечивается выход продукции в первой половине лета, а при внесении только под второе и третье стравливания — во второй половине пастбищного сезона.

В статье Г. А. Чугуновой и Т. Р. Годлевской «Эффективность азотного удобрения и орошения разнотравно-злакового пастбищного травостоя на карбонатных почвах Ленинградской области» сообщается о повышении эффективности азотного удобрения при улучшении влажности почвы, но и целесообразность самого орошения определяется обеспеченностью почвы азотом. При создании оптимального увлажнения необходимо внесение азота в нормах выше 240 кг/га.

Значительный интерес представляют две статьи Т. А. Виноградовой «Изучение изменений травостоя сеяного сенокоса в зависимости от состава травосмесей и удобрения» и «Развитие микрофлоры в почве сеяного сенокоса в зависимости от длительности использования травостоя». В обеих статьях излагаются результаты десятилетних опытов на сеяных лугах, в сравнении с травостоем лугов, самовозобновляющихся после распахивания (без залужения). Особенно большой интерес представляет микробиологическая часть работ, так как длительных наблюдений подобного рода очень мало. Исследования показали, что под влиянием жизнедеятельности сформировавшегося травостоя создаются условия подвижного равновесия в развитии микрофлоры почвы. Снижения количества микроорганизмов основных физиологических групп в почве луга в зависимости от времени его использования не обнаружено. Биологическая активность при окультуривании целинной почвы значительно увеличивается. Но в почве сенокоса микробиологические процессы идут менее интенсивно, чем в полевой почве и почве пастбища. При внесении удобрений в количествах, удовлетворяющих потребность растений, вялость микробиологических процессов в почве сенокоса не является определяющим фактором в развитии ценных растений в травостое.

Две рассмотренные статьи, как и другие более ранние работы Виноградовой, позволяют по-новому взглянуть на биогеоценотические взаимоотношения микробного населения, луговых растений и химизма почв сенокосов и пастбищ.

Две последние статьи выпуска — А. А. Мелиян «Влияние сроков посева на зимостойкость и урожайность вики мохнатой (озимой)» и С. Д. Киселевой и В. В. Рудоман «Химический состав вики мохнатой при весеннем посеве» — не представляют большого интереса для ботаников, так как решают чисто агрономические вопросы.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 2 VII 1973.

УДК 006.3 : 577.1+581.5 : 581.557.63

Symposium on the biochemical and geological aspects of plant-parasite relations. Budapest, 1970. Ed. by Kiraly and L. Szalay-Marzso. Akademiai Kiado, Budapest: 1—425. (**Симпозиум «Биохимические и экологические аспекты взаимоотношений растений и их паразитов»**, 1970)

E. I. SLEPYAN. (A REVIEW)

Изучение взаимоотношений растений с их паразитами — одна из важнейших проблем современной фитопатологии, та основа, которая должна привести к обособлению особого раздела общей и сравнительной паразитологии — паразитологии растений. В настоящее время эта дисциплина (паразитология растений) переживает период быстрого накопления фактов, что необходимо для успешной разработки ее теории, пока что еще лишь фрагментарно разработанной. Наиболее интересные и существенные из устанавливаемых фактов обычно рассматриваются на специальных симпозиумах, число которых уже приближается к 10, к которым принадлежит и рецензируемый ниже.

На будапештском симпозиуме были изложены результаты 52 работ, относящихся к четырем аспектам общей проблемы «хозяино-паразитных взаимоотношений».

Первый аспект — защитные реакции растений при инфекциях, рассмотрению которого было посвящено 17 сообщений. Их темы связаны с изучением роли полифенолоксидазы и пероксидазы в проявлении симптомов у табака, зараженного вирусом табачной мозаики; с анализом биосинтеза фенилпропаноидов и кумаринов в листьях табака, инфицированных ВТМ, и в ткани табака, культивируемой в изолированных условиях; с сравнительным исследованием изозимов у табака в связи с влиянием ВТМ и генетических факторов; с определением особенностей изменения ДНК-азы и РНК-азы в тканях листьев табака при вирозе; с изучением РНК-азы и ДНК-азы в листьях *Triticum aestivum* при заражении, вызванном *Puccinia graminis tritici*; с обсуждением вопроса о связи процесса выделения этилена, старения ткани и локальной вирусной инфекции; с изучением вирусного белка и его значения в определении круга растений-хозяев; с синтезом белка в инфицированных тканях; с вызванной лизином защитной реакцией у зараженных ржавчиной листьев пшеницы; с изучением процесса заражения *Triticum aestivum* биотипом 2 *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Marchal; биохимических основ реакции томатов на заражение *Cladosporium fulvum*; с изучением противогрибкового фактора цикламенов — цикламина; биологически активных соединений коры яблони; бактериостатических соединений листьев *Phaseolus vulgaris*; реакции сверхчувствительности при бактериальных инфекциях; значения высокой температуры и возраста бактерий при проявлении реакции сверхчувствительности у табака и роли пектинметилэстеразы при бактериальной инфекции.

Второе и третье направления представленных на Симпозиуме работ — экология вредных насекомых и перспективы борьбы с ними. В сборнике этим вопросам посвящено 22 публикации.

Накопец, четвертое и последнее направление работы Симпозиума — изучение системных фунгицидов и механизма их действия. Количество публикаций в этой области — 13. В них содержатся сведения о сравнительном исследовании так называемых транспортабельных фунгицидов и соединений, предотвращающих системные инфекции; анализируется проблема избирательности системных фунгицидов; обсуждается механизм устойчивости *Cladosporium cucumerinum* к 6-азаурацилу и 6-азауридину, а также характер непрямого действия 6-азаурацила на *Pythium debaryanum* в ризосфере проростков огурцов; приводятся данные об активности и метаболизме нового системного фунгицида N,N′-бис(1-формамидо-2,2,2-трихлорэтил)-пиперазина; о метаболизме и действии диметиримола и этиримола; о дыхании и фотосинтезе листьев яблони после обработки системным фунгицидом беномилом; о фунгистатическом и системном действии бенлата; синтезе и противогрибковом действии новых производных дитиокарбоксиловой кислоты; применении системных фунгицидов против *Ophiobolus graminis*; о возникновении толерантности фитопатогенных грибов к системным фунгицидам; о действии стрептомицина против *Pseudoperonospora humuli* и системных фунгицидов против *Sphacelotheca reiliana*.

Приведенный перечень тем исследований, обсужденных на Симпозиуме, свидетельствует о его разносторонности и своевременности. Наибольший интерес представляют материалы, предложенные для обсуждения по первому направлению в тематике Симпозиума «Защитные реакции у растений при инфекциях». Среди них наибольшее внимание привлекают к себе результаты экспериментов, подтверждающих значение пероксидазы в возникновении реакции сверхчувствительности; затем сведения, указывающие на то, что ВТМ действует или на механизм репрессии—депрессии или на синтез ферментов с очень слабой связью S—S, и позволяющие предполагать, что рост содержания абсцизовой кислоты может иметь следствием увеличение активности нуклеаз; обсуждение полифункциональности структурных белков вирусов; новые данные о роли белков в устойчивости растений к заражению грибами; обнаружение противогрибкового сапонина цикламина, а также общий анализ механизмов реакции сверхчувствительности при бактериальных инфекциях, выполненный с учетом последовательности их осуществления. Эти, а также и иные материалы Симпозиума позволяют рас-

сматривать взаимоотношения паразитов и их хозяев не только в аспекте собственно паразитологических закономерностей, но и в аспекте молекулярной биологии. Последнее имеет большую ценность для выявления интимных механизмов патогенеза причинно связанного с воздействием паразитических организмов.

Среди работ, представленных в разделе о системных фунгицидах и механизмах их действия, следует обратить внимание на работы, содержащие сведения о производных бензимидозола. Эти сведения интересны, как известно, в связи с исследованием их роли в создании неспецифической сопротивляемости организмов. Результаты многих экспериментов убеждают, что защита растений может быть основана не только на непосредственной борьбе с возбудителями патологических явлений, но и на искусственном повышении устойчивости поражаемых организмов к воздействию со стороны поражающих.

В целом следует подчеркнуть разносторонность работ, рассмотренных на Симпозиуме, их высокий методический уровень и актуальность.

Э. И. Слепян.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 22 VI 1973.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : 581.9+633.2/.3

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ ПЕТРОВИЧА СМЕЛОВА (26 III 1894—28 X 1972)

T. A. RABOTNOV. IN MEMORIAM SERGEY PETROVICH SMELOV (26 III 1894—28 X 1972)

Вся научная деятельность действительного члена Всесоюзного ботанического общества (с 1946 г.) Сергея Петровича Смелова была связана с одним исследовательским учреждением — с Государственным Луговым институтом (1922—1930 гг.), реорганизованном в 1930 г. во Всесоюзный н.-и. институт кормов им. В. Р. Вильямса. В этом Институте работали такие известные ученые, как В. Р. Вильямс, А. М. Дмитриев, И. В. Ларин, Л. Г. Раменский. Среди них С. П. Смелов занимал особое место и не только потому, что он был тесно связан с Институтом в течение 50 лет (1922—1972 гг.), в то время как Вильямс и Дмитриев работали в Институте и оказали влияние на его деятельность лишь в первые годы его существования (до 1930 г.); И. В. Ларин проработал в институте кормов 5 лет, Л. Г. Раменский — около 25 лет. Особое положение Смелова среди ученых, изучавших луга и луговые растения, определялось тем, что он создал особое направление в луговедении, и результаты его исследований в большей степени, чем работы других видных ученых в области луговедения и луговодства, были использованы для создания теоретических основ луговодства.

С. П. окончил в 1917 г. Московский университет по специальности агрохимия.[1] Будучи студентом, он участвовал в экспедиции по изучению почв Средней Азии под руководством Н. А. Димо. В университете, по словам С. П., на него большое впечатление производили лекции А. Н. Северцева, А. П. Павлова, Д. Н. Анучина.

После окончания университета С. П. поступил на Высшие курсы по луговодству, организованные Вильямсом и Дмитриевым для подготовки специалистов-луговодов (на курсы принимались лица с высшим образованием). На С. П. оказал большое влияние Вильямс; С. П. считал себя учеником Вильямса и много сделал для развития начатых им исследований биологии злаков. Вторым своим учителем (в области практического луговодства) С. П. считал Дмитриева. Вильямс и Дмитриев высоко ценили университетское образование, по их мнению, лица с университетским образованием на курсах приобретали более высокую квалификацию в области луговодства, чем окончившие сельскохозяйственные высшие учебные заведения.[2] Поэтому вполне естественно, что С. П. Смелов так же, как А. Я. Бронзов и Р. А. Еленевский, после окончания курсов были оставлены на станции по изучению кормовых растений, существовавшей при курсах, а при организации Государственного Лугового института были привлечены к работе в отделе луговедения, которым в то время заведовал Вильямс. Следует отдать должное директору Лугового института А. Д. Дмитриеву — его выбор оказался удачным. Оставленные в институте для изучения лугов Бронзов, Еленевский и Смелов впоследствии внесли значительный вклад в луговедение.

Руководители института — Дмитриев и Вильямс — хорошо понимали значение создания научных основ луговодства, в частности необходимость разработки научно обоснованной типологии лугов с тем, чтобы приемы их улучшения можно было разрабатывать и применять в соответствии с природными условиями отдельных типов лугов. Были созданы 4 постоянные экспедиции, в том числе: по изучению поемных лугов (руководитель Р. А. Еленевский), материковых лугов (С. П. Смелов), болот (Д. П. Мещеряков). Одно время существовала вторая экспедиция по изучению поемных лугов (руководитель А. Я. Бронзов), реорганизованная затем в экспедицию по изучению лугов и болот Сибири. Возникала мысль о создании экспедиции по изучению горных лугов, но такая экспедиция не была создана. Предполагалось последовательно изу-

[1] Биографические сведения о С. П. Смелове были опубликованы в статье Т. А. Работнова «С. П. Смелов (к 60-летию со дня рождения)», «Ботанический журнал», т. 39, № 6, 1954.

[2] Многие крупные луговоды в нашей стране, в том числе А. М. Дмитриев, И. В. Ларин и С. П. Смелов, имели университетское образование.

чить луга и низинные болота (потенциальный фонд для создания лугов) в основных природных и экономических районах СССР. Руководителям экспедиций была предоставлена полная инициатива, их ориентировали лишь в том, что растительность необходимо изучать совместно с условиями произрастания и что при исследовании лугов изучению местообитаний необходимо уделять не меньшее внимание, чем изучению самой растительности. Комплексность исследований, совмещение в одном исследователе и геоботаника и почвоведа, была достаточно выражена в Качалкинской школе луговедов, в том числе в работах С. П. Смелова.

В те годы советская геоботаника переживала «романтический период». Это полностью относилось и к коллективу геоботаников Лугового института, где были созданы благоприятные условия для их работы. Все работали с огромным энтузиазмом как в полевой, так и в камеральный период. Каждый полевой период давал много нового. Ежегодно зимой, по воскресеньям в присутствии В. Р. Вильямса заслушивались и тщательно обсуждались результаты работ экспедиций и других функциональных подразделений института. В 1927, 1928, 1929 гг. Институтом были организованы очень содержательные совещания геоботаников-луговедов, в которых принимали участие многие выдающиеся исследователи лугов СССР. В этих условиях молодые сотрудники института, в том числе С. П. Смелов, быстро стали первоклассными исследователями.

С. П. начал свои исследования с изучения лугов левобережья р. Волги в пределах бывш. Ярославской губернии. Этот район, где кормовые угодья в основном представлены материковыми лугами, был выбран для изучения в связи с большой значимостью его для животноводства (район распространения ярославской породы крупного рогатого скота). Результаты исследований были опубликованы С. П. в книге «Луга Заволжья Ярославской губ.» (1927 г.). В этой работе проявились новые подходы к изучению материковых лугов. Используя метод профилей, пересекающих внепойменные пространства в зависимости от расположения гидрографической сети, С. П. установил основные закономерности распределения типов лугов и болот в областях верховьев, среднего и нижнего течения рек, впадающих в Волгу. В использовании этого весьма эффективного подхода, возможно, сказалось влияние некоторых работ И. М. Крашенинникова. Для характеристики химизма почв лугов С. П. использовал новые для того времени методы химического анализа почв (определение емкости поглощения, ненасыщенности, pH), что давало лучшее представление о почвах по сравнению с данными валовых химических анализов, широко использовавшихся в то время. Монография «Луга Заволжья» до сих пор сохранила свою научную значимость.

В последующие годы С. П. было проведено планомерное изучение лугов и болот в областях водоразделов крупнейших рек европейской части СССР: в 1925 г. — водораздел Днепра, Волги и Зап. Двины (Сычевский и Бельский уезды Смоленской губ.); 1926 г. — водораздел Вятки и Сев. Двины (Никольский уезд Северо-Двинской губ.); 1927 г. — водораздел Дона и Оки (Чембарский и Нижне-Ломовский уезды Пензенской губ.); 1928 г. — водораздел Волги и Зап. Двины (Осташковский уезд Тверской губ.); в 1929 г. — Приильменьская впадина (Полистовский р-н Псковской губ.).

Геоморфологический подход, успешно использованный С. П. при изучении закономерностей распределения типов лугов и болот в исследованиях, проведенных в Ярославской губ., в последующих его работах получил еще большее развитие. В частности, при изучении области верховий Днепра, Волги и Зап. Двины были установлены закономерности распределения типов лугов и болот в пределах геоморфологических областей, образующих «ледниковый комплекс» (области конечных морен, моренных равнин, зандров, покровных лёссовидных суглинков).

Предполагалось, что в дальнейшем, на основе собранных материалов, будет проведено обобщение и создана научная типология материковых лугов европейской части СССР. К сожалению, в связи с реорганизацией Лугового института в Институт кормов, прежняя тематика была признана неактуальной, а ценный материал, собранный С. П. Смеловым, не был полностью обобщен и был опубликован лишь частично. Лишь по районам работ 1925 и 1928—1929 гг. С. П. обобщил собранный материал и написал большую работу, краткое содержание которой было опубликовано в статье «Лугово-болотный комплекс водораздела Волги—Днепра и оз. Ильмень» («Ботанический журнал СССР», № 2, 1936).

В 1931—1932 гг. С. П. Смелов работал на Дальнем Востоке по изысканию земельных фондов под совхозы (1931 г.), а затем по проведению инвентаризации кормовых угодий (1932 г.)

В последующие годы С. П. принял участие в обобщении материалов по инвентаризации кормовых угодий СССР. Им также были написаны некоторые разделы для первого издания книги «Кормовые растения естественных сенокосов и пастбищ СССР», которая была создана по инициативе и под руководством И. В. Ларина. Этим был завершен «геоботанический период» научной деятельности С. П. Смелова; можно лишь пожалеть, что С. П. был лишен возможности обобщить и опубликовать результаты проведенных им больших планомерных исследований материковых лугов.

С 1936 г. начался второй период научной деятельности С. П., посвященный изучению биологии луговых злаков. К проведению этих исследований С. П. основательно подготовился. Им была изучена литература (советская, зарубежная) и из многих вопросов, имеющих значение для теоретического обоснования приемов рационального использования и улучшения сенокосов и пастбищ, С. П. выбрал сравнительно узкий круг вопросов, по его мнению, наиболее актуальных.

Обоснование для выбора вопросов изучения было следующее. В луговых травостоях большей частью преобладают злаки и во всяком случае они должны преобладать на культурных сенокосах и пастбищах. Урожай многолетних злаков определяется числом и мощностью побегов, ежегодно возникающих из почек. Изучение побегообразования злаков имеет поэтому большое значение для теоретического обоснования рациональных форм использования сенокосов и пастбищ. Важное для своего времени обобщение по биологии злаков, в том числе по побегообразованию, дал В. Р. Вильямс («Естественно-научные основы луговодства или луговедение», 1922 г.). Много ценного содержалось в сводке Фолькарта, Кирхнера, Шеллерберга и Шретера, опубликованной в «Lebensgeschichte d. Blutenpflanzen. . .». Разрозненный материал по биологии луговых злаков содержался в ряде статей. Имевшийся материал, однако, не освещал в достаточной мере многих вопросов, а главное он не был ориентирован на решение задач луговодства. В то же время в довольно многочисленных исследованиях сезонной динамики нарастания массы в луговых травостоях и в работах по изучению отавности преобладал эмпирический подход, поэтому не было ясности в вопросе о «механизме» нарастания массы и отрастании растений после отчуждения их надземных органов.

В 1936 г. С. П. опубликовал программную статью «Теоретические основы лугопастбищного хозяйства» («Проблемы животноводства», № 11), в которой на основе анализа литературных данных сформулированы вопросы изучения биологии злаков, актуальные для луговодства, а также сделаны выводы принципиального значения, в частности С. П. обосновал необходимость различать малый и большой жизненный цикл особи. Высокую оценку этой программной статье дал А. П. Шенников («Советская ботаника», 1938, № 1).

Последующая работа С. П. в области изучения биологии злаков была очень успешной. В значительной мере это было связано с тем, что С. П. посчастливилось иметь в лице О. Ф. Фармаковской и А. Ф. Любской замечательных сотрудниц. Ими выполнено, во исполнение намеченной С. П. программы исследований, огромное количество подсчетов, измерений и пр. Это позволило С. П. использовать для своих выводов большой, безукоризненно собранный фактический материал. Уже в 1937 г. С. П. опубликовал статью «Вегетативное возобновление луговых злаков» («Ботанический журнал СССР», т. 22, № 3), в которой он изложил первые итоги изучения побегообразования злаков. В последующие годы С. П. был опубликован ряд работ, посвященных изучению запасных углеводов в растении (их локализация, сезонная динамика) и образованию корневых систем злаков, используемых в луговодстве. Эти исследования были прерваны войной.

В эвакуации, на Башкирской сельскохозяйственной опытной станции, С. П. обобщил результаты своих исследований по биологии злаков, написал докторскую диссертацию и защитил ее в 1943 г. в Институте ботаники АН Украинской ССР, находившемся в то время в эвакуации в Уфе.

Диссертационная работа Смелова под названием «Биологические основы луговодства» была опубликована в 1947 г. и в 1948 г. отмечена Государственной премией второй степени. Она содержит наиболее полное для того времени рассмотрение ряда важнейших вопросов биологии луговых злаков. На основе результатов проведенных под руководством С. П. исследований особенно полно рассмотрено побегообразование луговых злаков (жизненный цикл побегов, типы побегов, сезонный ритм побегообразования и т. д.), обобщены данные о запасных углеводах (формы, органы запаса, сезонная динамика, особенности корневых систем). Существенным было также то, что объектами исследования были виды злаков, широко используемые в луговодстве, а их биологические свойства изучались при различных формах использования, под воздействием на растения различных агротехнических приемов.

Книга «Биологические основы луговодства» оказала большое влияние на исследования, проводившиеся в дальнейшем по изучению кормовых растений и кормовых угодий в сельскохозяйственных исследовательских учреждениях в различных природных зонах СССР. Работы Смелова дали теоретическое обоснование приемам, уже применявшимся в луговодстве, что обеспечило возможность более сознательного их применения; результаты его исследований создали научную основу для разработки новых, более эффективных приемов использования и улучшения сенокосов и пастбищ.

Монография С. П. Смелова, а также и другие его работы внесли много нового в некоторые разделы морфологии растений и широко использовались ботаниками (морфологами, экологами, геоботаниками).

В последующие годы, в связи с работой в должности заместителя директора по научной части Института кормов (1948—1952 гг.), С. П. не имел достаточно времени для продолжения интенсивных исследований по биологии злаков. В 1952 г., в связи с неудовлетворительным состоянием здоровья, С. П. освободился от обязанностей заместителя директора, но работать так интенсивно, как он работал в прошлом, уже не мог. Тем не менее им был опубликован ряд интересных статей, в которых развиты некоторые положения, намеченные в ранее опубликованных его работах. Им также сделано многое для пропаганды знаний по вопросам луговодства, опубликовано несколько брошюр и статей.

В 1959 г. С. П. по состоянию здоровья был вынужден выйти на пенсию. Несмотря на плохое самочувствие, С. П. регулярно следил за литературой и работал над новой монографией «Теоретические основы луговодства», опубликованной в 1966 г. Эта книга не является вторым изданием первой монографии С. П. В ней рассмотрены новые вопросы и использован значительно больший по объему материал собственных исследований и заимствованный из литературных источников. Как первая, так и вторая монографии Смелова не имеют себе равных в мировой литературе, никто до С. П. Смелова

не провел таких обширных исследований по биологии луговых злаков и не выполнил столь широких обобщений по этому вопросу.

У С. П. Смелова было очень развито чувство долга. Как настоящий ученый он хорошо сознавал значение теоретических исследований для научного обоснования приемов, применяемых в производстве. В то же время он стремился выбирать для изучения вопросы, наиболее актуальные для производства; так было и в первый период его научной деятельности, когда особенно актуальным признавалось выявление потенциальных возможностей отдельных типов лугов, но особенно проявилось во второй период его научной деятельности, когда он сосредоточил свое внимание на биологии луговых растений. Исследования С. П., посвященные разработке приемов рационального использования и улучшения сенокосов и пастбищ, высоко расценивались сотрудниками исследовательских учреждений. С. П. пользовался большим уважением среди специалистов в области луговодства. За последнее десятилетие он наряду с И. В. Лариным считался крупнейшим авторитетом в науке о сенокосах и пастбищах, оба эти ученые как бы взаимно дополняли друг друга.

С. П. всегда был очень скромен, не стремился выступать с докладами и принимать участие в крупных конференциях и съездах, выступал с сообщениями и докладами лишь на ведомственных конференциях, созывавшихся Институтом кормов, Министерством сельского хозяйства СССР и ВАСХНИЛом. Его влияние на направление исследований в области биологии луговых растений осуществлялось в основном через его научные публикации и в связи с этим, кроме непосредственных учеников (среди них несколько докторов и много кандидатов наук), у него было много других последователей. Нет сомнения в том, что труды С. П. Смелова будут длительное время оказывать благотворное влияние на развитие ряда научных направлений, в особенности на разработку научных основ луговодства. В то же время Сергей Петрович останется в памяти близко знавших его не только как крупный ученый, но и как широкообразованный, высококультурный, душевный человек.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ С. П. СМЕЛОВА[1]

1954. Улучшайте кормовую базу животноводства. М., Сельхозгиз: 1—46. (Совместно с С. С. Шаином и Н. С. Щербиновским).

1955. Создание и использование культурных долголетних пастбищ. В кн.: Создание и использование долголетних пастбищ. М., Сельхозгиз: 23—40.

Основные задачи преобразования естественной кормовой площади. В кн.: Повышение урожайности сенокосов и пастбищ. М., Сельхозгиз: 3—16.

Улучшение и правильное использование сенокосов и пастбищ в совхозах. М. Изд. Мин. совхозов: 1—60. (Совместно с А. П. Мовсисянцем).

Предисловие к русскому изданию. В кн. С. Арчер и К. Банч: Луга и пастбища Америки. М. Изд. ИЛ.: 3—8. (Совместно с Т. А. Работновым).

Как получить больше сена со второго укоса. Московский колхозник, 7 : 22.

Передовые приемы улучшения лугов и пастбищ. Изд. Мин. мясо-молочн. пром.: 1—12. (Совместно с А. П. Мовсисянцем).

1956. Учитывать зональные особенности при улучшении лугов. Молочное и мясное животноводство, 3 : 29—34. (Совместно с И. П. Мининой).

Освоение и сельскохозяйственное использование пойменных земель. М. Изд. Мин. с.-х. РСФСР : 1—27. (Совместно с Н. А. Антипиным).

О некоторых задачах науки при разработке вопросов улучшения естественных кормовых угодий. В кн.: Юбилейный сборник научных трудов, посвященный 70-летию Полтавской опытной станции Украинского филиала Всесоюзного института кормов (1884—1954 гг.), Киев: 141—155.

Управление структурой травостоя при выращивании на сено, пастбищный корм и семена. Бюлл. научно-техн. информ. Всесоюзн. н.-и. инст. кормов, 1 : 7—9. (Совместно с Н. К. Татариновой и О. Ф. Фармаковской).

За повышение культуры лугового хозяйства. М. Изд. «Знание» : 1—31.

Повысить урожайность природных сенокосов и пастбищ. «Наука и передовой опыт в сельском хозяйстве», 5 : 37—39.

1957. Использование естественных травостоев для производства семян злаковых трав. Бюлл. научно-техн. информ. Всесоюзн. н.-и. инст. кормов, 2—3 : 30—39. (Совместно с К. Т. Тереховой).

О типе побегов луговых злаков, выращиваемых на сено. Вестн. сельскохоз. науки, 8 : 95—101.

Сенокосообороты. Земледелие, 8 : 77—84. (Совместно с Т. А. Работновым).

О повышении участия бобовых компонентов в луговых травосмесях. Вестн. сельскохоз. науки, 4 : 117—121. (Совместно с О. А. Фармаковской).

1958. Не ослаблять внимания улучшению лугов. Московский колхозник, 5 : 33—34. (Совместно с А. Ф. Любской).

[1] Список работ с 1924 г. по 1954 г. опубликован в «Ботаническом журнале», т. 39, № 6, 1954 г.

О причинах различий в кущении луговых злаков в первый и последующие годы жизни. Бот ж., 43, 6 : 774—781.

Связь между побегами куста луговых злаков и мульчированием. Бюлл. научно-техн. информ. Всесоюзн. н.-и. инст. кормов, 5 : 57—65. (Совместно с Н. К. Татариновой).

О передвижении P^{32} у овсяницы луговой при отмирании побегов. Физиол. раст., т. 5, вып. 3 : 280—282. (Совместно с Н. К. Татариновой).

Обзор работ VII Международного конгресса по сенокосам и пастбищам. Новая Зеландия. 1956 г. Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство, 1 : 49—64. (Совместно с Т. А. Работновым и А. А. Шибря).

1959. Биологические особенности создания долголетних культурных пастбищ. В кн.: Долголетние культурные пастбища. М., Сельхозгиз : 3—16.

Улучшение и правильное использование лугов и пастбищ. М. Сельхозгиз : 1—88. (Совместно с А. П. Мовсисянцем).

Выращивание семян трав на природных лугах. Вестн. сельскохоз. науки, 3 : 47—51. (Совместно с К. Т. Тереховой).

1960. Содержание протеина в луговых злаках в связи с густотой травостоя. Вестн. сельскохоз. науки, 2 : 33—37.

До питания керування структурою врожаю лучних трав. В кн.: Підвищення продуктивності природних кормових угідь Української РСР. Київ : 103—107.

1964. Ученый-луговед [Т. А. Работнов]. Вестн. сельскохоз. науки, 8 : 143—145. (Совместно с А. П. Мовсисянцем).

1966. Биологические основы культурного луговодства. Вестн. сельскохоз. науки, 12 : 43—49.

Теоретические основы луководства. М. Изд. «Колос» : 1—367.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 9 IV 1973.

ХРОНИКА

УДК 008.01

ГЕРБАРИЮ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АКАДЕМИИ НАУК СССР 150 ЛЕТ [1]

I. T. VASILCHENKO. 150 YEARS OF THE HERBARIUM OF THE BOTANICAL INSTITUTE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U. S. S. R.

На протяжении многих лет Гербарий Ботанического института Академии наук СССР (БИНа), основанный в 1823 году, являлся не только собственно гербарием, но одновременно был и центром флористических и даже геоботанических и ресурсоведческих исследований (до организации в БИНе отделов геоботаники и растительных ресурсов). В 1931 г. Гербарий был переименован в Отдел систематики и географии растений. В 1962 г. Гербарий был выделен в отдельную структурную единицу Института и вошел в Отдел высших растений (ныне возглавляемый акад. А. Л. Тахтаджяном) на правах лаборатории. История развития Гербария освещена в трудах Р. Траутфеттера (1873), А. А. Фишера-фон-Вальдгейма (1899), В. И. Липского (1898, 1908), а также в Юбилейном издании «Санктпетербургский Ботанический сад за 200 лет его существования» (1713—1913). Из более новых изданий отметим сборник «От Аптекарского огорода до Ботанического института», опубликованный в 1957 г. к 250-летию БИНа, и, наконец, справочное пособие, уже специально посвященное Гербарию, С. Ю. Липшица и И. Т. Васильченко «Центральный Гербарий СССР» (1968). Журнальные и газетные статьи я не упоминаю.

История развития гербарного дела в нашей стране восходит ко времени Петра I. Одной из самых старинных гербарных коллекций (хранившейся ранее в Ботаническом музее АН, а теперь в Гербарии БИНа) является коллекция, собранная главным смотрителем Петровской кунсткамеры, лейб-медиком Петра I, архиатером Медицинского факультета Робертусом Карловичем Арескиным. Он имел большое влияние на Петра и, видимо, Петр сам собрал гербарий, к сожалению, не сохранившийся до наших дней, сгоревший в Москве в 1812 г. В 1713 г. Петр I учредил в Петербурге Аптекарский огород, а в 1714 г. — Кунсткамеру. Это и есть два истока нашего Гербария, но до 1823 г. Гербария как такового не существовало.

К 1823 г. Аптекарский огород (Петровский) имел отделения («сады»): лекарственное, ботаническое, древесный питомник и несколько небольших оранжерей.

Правительственным указом 22 марта 1823 г. было предписано: «Сады ботанический и медицинский, а также древесный питомник на Аптекарском острове соединить в один Сад, который устроить надлежащим образом, согласно утвержденному плану и именовать Императорским Ботаническим Садом, а главное управление оным поручить профессору Фишеру» (цит. по Фишеру-фон-Вальдгейму, 1899 : 2).

В основу указа лег план преобразования Петровского Аптекарского огорода, разработанный известным ботаником и общественным деятелем Ф. Б. Фишером, он же был назначен и первым Директором нового Ботанического сада.

В этом центральном для России Ботаническом саду нашел свое место и Гербарий. Благодаря неутомимой деятельности Фишера Гербарий в течение буквально нескольких лет уже стал крупным собранием растений. С тех пор Гербарий прошел длинный путь своего развития. К концу 50-летия своего существования, как сообщает Р. Траутфеттер (1873), в Гербарии уже насчитывалось более 1.5 миллионов гербарных единиц (листов), и он занял свое место в ряду крупнейших Гербариев мира. Коллекции непрерывно обогащались сборами многих поколений ботаников, общественных деятелей, путешественников и коллекторов.

Гербарий рос благодаря усилиям крупных ботаников-организаторов, стоявших во главе Ботанического сада и Гербария, таких как Э. Л. Регель, К. И. Максимович, В. И. Липский, В. Л. Комаров, Б. К. Шишкин и др. Среди них нельзя не отметить особо Бориса Алексеевича Федченко, четверть века руководившего Гербарием (1905—1931). Б. А. явился главным организатором экспедиций Переселенческого управления, доставивших в Гербарий до полумиллиона гербарных листов новых сборов. Он основал специальный печатный орган Гербария — «Ботанические материалы Гербария», впоследствии реорганизованный в «Новости систематики высших растений». Благодаря его энергии и глубокому знанию гербарного дела в 1911 г. было построено великолепное здание Гербария, являющееся украшением института и охраняемое как один из фрагментов замечательных архитектурных ансамблей Ленинграда.

Важным событием в жизни нашего Гербария явилось объединение в 1931 г. Главного ботанического сада и Ботанического музея АН СССР в одно учреждение — Ботанический институт АН СССР. Слились воедино Аптекарский огород и Кунсткамера. В Гербарий перешли ценнейшие коллекции Музея (более 1 500 000 гербарных листов) и высококвалифицированный научный персонал Музея (Б. К. Шишкин, Н. А. и Е. А. Буш, Б. Н. Городков и др.). История нашего Гербария едва не оборвалась в страшное для Ленинграда время блокады в 1941—1944 гг. Налеты вражеской авиации, артобстрелы ежедневно угрожали существованию Гербария. Немногочисленная группа сотрудников Гербария, измученная голодом и всеми ужасами блокады, день и ночь самоотверженно несла вахту по его сохранению. Люди были готовы в любой момент сделать все, что было в их силах, для спасения ценнейших коллекций Гербария. По счастью Гербарий уцелел, но многие сотрудники Гербария, энтузиасты гербарного дела, уже не вернулись в наш коллектив.

Я уже упоминал, что параллельно с ростом коллекций Аптекарского огорода, давших начало Гербарию Главного ботанического сада, гербарные материалы накапливались и в Кунсткамере, они легли в основу Гербария Ботанического музея. Основателем этого Гербария считается известный ботаник К. Б. Триниус, который в том же 1823 г. выделил все ботанические коллекции в одно помещение и начал их обработку. В 1835 г. был узаконен официально как самостоятельное учреждение Ботанический музей Академии наук, первым директором которого и был Триниус. В музее велись широкие ботанические исследования и шло интенсивное накопление коллекций. Среди коллекций музея было немало коллекций высокой ценности, как, например, коллекции М. Биберштейна, С. И. Коржинского и многих других ботаников.

С именем Коржинского связано выдающееся в гербарном деле мероприятие, издание «Гербария русской флоры» (эксикат). Целью этого издания являлся сбор наиболее интересных растений отечественной флоры, их точное определение и рассылка в порядке обмена в важнейшие ботанические учреждения нашей страны и зарубежных стран в сопровождении критических аннотаций. В настоящее время эта серия продолжается под названием «Гербарий флоры СССР», 19 томов аннотаций «Списка растений гербария флоры СССР» опубликовано, 20-й том готов к печати. На основе обмена эксикатами, в порядке координации, удалось объединить усилия ботаников целого ряда ботанических учреждений Советского Союза. В издании наших эксикат принимают участие и некоторые зарубежные ботаники. После рассылки каждого выпуска эксикат мы получаем из-за границы много писем, в которых отмечается превосходное качество эксикат и интересный подбор их видового состава.

История нашего Гербария омрачалась одним досадным обстоятельством: порчей и уничтожением коллекций вредителями-насекомыми. Порою это обстоятельство даже определяло путь научных исследований, так, например, не без оснований утверждают, что Триниус взялся за обработку злаков гербария и стал знаменитым граминологом только потому, что злаки не повреждались насекомыми. Неоднократно были предприняты специальные мероприятия, направленные на защиту гербарных коллекций от уничтожения их вредителями-насекомыми. Уже в середине прошлого века, одновременно с интенсивным накоплением коллекций, принимались соответствующие меры. Как сообщает Р. Траутфеттер (1873 : 75), «В С.-Петербургском русском и садовом гербариях (т. е. секторах Гербария, — *И. В.*) все экземпляры пропитывались сулемою для ограждения их от насекомых». Затем с 1892 г. использовался сероуглерод, вплоть до 1940 г., когда применение его пришлось прекратить. В связи с запретом применения сероуглерода мы перешли к испытанию новых инсектицидов. Была проведена большая экспериментальная работа по изучению эффективности различных химикатов и методике их применения в условиях Гербария (т. е. по дезинсекции и профилактике заражения гербарных коллекций). Подобного рода обширные и разносторонние исследования, насколько нам известно, не проводились ни в одном из Гербариев мира. Итоги этой работы опубликованы В. Г. Бером (1971).

С другой стороны, при участии специалистов санитарной службы и охраны труда изучалось и влияние применяемых (и применявшихся ранее) химикатов на состав воздушной среды в Гербарии. И здесь было получено немало новых и неожиданных данных.

В порядке рационализации работы Гербария были разработаны и опубликованы «Правила пользования гербарными коллекциями» (в частности, правила палинологических отборов) и «Положение о работе с типовым материалом», имеющие значение для всех Гербариев Советского Союза. Согласно решению Координационного совещания 1972 г. подготовлен и сдан для опубликования проект (проект не в техническом смысле слова) строительства Гербариев, отвечающий современным требованиям векового хранения гербарных коллекций и рационализации работы с ними, предусматривающий укомплектование Гербария новейшим оборудованием и научной аппаратурой. Опубликованы предложения по координации работы Гербариев СССР, и закончено составление Справочника о Гербариях Советского Союза (куда вошли сведения более чем о 60 Гербариях). Этот Справочник предположено опубликовать к открытию XII Международного ботанического конгресса (1975 г.).

[1] Статья публикуется в связи с 250-летием Академии наук СССР.

В настоящее время Гербарий БИНа (и другие Гербарии СССР) является необходимой базой для развития всех отраслей ботанической науки, поскольку точное определение изучаемых объектов и познание в той или иной мере разнообразия растительного мира обязательны при всех ботанических исследованиях.

Без наличия хороших, достаточно полных и правильно документированных гербарных коллекций немыслимо изучение географического распространения растений с составлением ареалов различного ранга таксонов, что является одним из основных методов познания истории растительного мира и, кроме того, во многих случаях служит и практическим целям (там, где это касается растений, имеющих народнохозяйственное значение).

В Гербарии БИНа обрабатывают свои материалы не только флористы и систематики, но и геоботаники, палеоботаники, палинологи, работники специализированных институтов, ботанических садов, биологических станций, специалисты ресурсоведы, фармацевты, работники сельского и лесного хозяйств, сети карантина и защиты растений, и даже медицины (в том числе и судебной медицины) и ветеринарии. В последнее время генетики и лица, занимающиеся математической обработкой материалов, обращают все большее и большее внимание на наш Гербарий, находя в хранящихся здесь растениях сосредоточение огромного количества изучаемых ими признаков, к тому же поданных на эколого-географическом фоне. Гербарий БИНа АН СССР привлекает все большее и большее число иностранных ученых, приезжающих в СССР для изучения тех или иных групп растений.

Развитие биосистематики с комплексом ее современных методов требует документированного хранения и изучения огромного количества новых гербарных материалов, ранее не имевших места в наших Гербариях.

Особое значение Гербарий БИНа приобретает также в свете Постановления Верховного Совета СССР от 20 IX 1972 г. «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов». Все редкие, уникальные, уже исчезнувшие и исчезающие или находящиеся на грани уничтожения виды растений представлены в Гербарии БИНа АН СССР (и других Гербариях нашей страны); изучение гербарных материалов позволяет точно установить местонахождения таких видов и организовать охрану растений, существование которых находится под угрозой. Это же относится и к растениям, особо ценным в практическом отношении, требующим охраны и рациональной эксплуатации (дикие плодовые деревья и кустарники, дикорастущие лекарственные растения и витаминоносные растения, дающие физиологически активные вещества и т. д.).

Все перечисленное свидетельствует о том, что Гербарий БИНа АН СССР является исключительно важным центром ботанической науки в ее широком аспекте. Коллекции Гербария ежегодно обогащаются за счет новых сборов растений с территории Советского Союза и зарубежных стран, а также путем обмена гербарными коллекциями с ботаническими учреждениями 35 стран мира, с которыми наш Гербарий поддерживает регулярный взаимовыгодный обмен. Ежегодное поступление растений в Гербарий составляет 15—20 тысяч экземпляров, а в некоторые годы и более того. Большие сборы недавно поступили и от сотрудников Отдела, выезжавших в заграничные командировки в МНР, ДРВ, Алжир и другие страны.

В настоящее время перед Гербарием стоят большие задачи по подготовке к XII Международному ботаническому конгрессу, который состоится в 1975 г. в Ленинграде, когда Гербарию придется принять большое количество зарубежных ботаников, заинтересованных в работе с коллекциями Гербария.

Кроме вышеупомянутого «Списка растений Гербария флоры СССР», Гербарий издает серию «Растения Центральной Азии», участвует в печатном органе Отдела высших растений «Новости систематики высших растений». Сотрудники Гербария участвуют и в других коллективных научных работах Отдела. Все эти работы, включая и недавно завершенную 30-томную «Флору СССР», основываются в значительной степени на коллекциях Гербария.

Гербарий наш имеет славное прошлое. Быть может, отдавая дань этому прошлому, следует нам взглянуть и на его будущее.

В последнее время вопрос о Гербариях, о гербарном деле в широком смысле этого слова — очень широко дебатируется как у нас, так и за рубежом. А. Л. Тахтаджян (1972), Е. М. Лавренко, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян, В. Н. Тихомиров, Б. А. Юрцев (1972) и другие советские ботаники обращают внимание на огромное значение гербарных коллекций (в частности, Гербария Ботанического института АН СССР) для развития систематики растений и флористики и ставят вопрос о поднятии на большую высоту гербарного дела в нашей стране. Американские ботаники Стэнвин Шелтер (Stanwyn Shelter, 1969) и Вильсон (Wilson, 1971) пишут о Гербариях мира — их прошлом, настоящем и будущем. В особенности ярко идея этого вопроса была сформулирована в докладе Конференции директоров систематических коллекций США, представленном Национальному фонду науки под названием «О состоянии основных коллекций» (в частности, и гербарных). В докладе отмечается, что крупные систематические коллекции представляют бесценное национальное достояние, жизненно важное для развития науки и всего общества и в неменьшей степени, чем основные сокровища национального и мирового искусства, нуждаются в фундаментальной поддержке и охране со стороны государства.

ЛИТЕРАТУРА

Бер В. Г. (1971). Насекомые вредители ботанических коллекций. — Лавренко Е. М., А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян, В. Н. Тихомиров, Б. А. Юрцев. (1972). Гербарий: значение для общества, современное состояние и перспективы. АН СССР, сер. биол., 1. — Липский В. И. (1898). Гербарий С.-Петербургского Ботанического сада к концу его 75-летнего существования (1823—1898). — Липский В. И. (1908). Гербарий С.-Петербургского Ботанического сада (1823—1908). — Липшиц С. Ю. и И. Т. Васильченко. (1968). Центральный Гербарий СССР. — От Аптекарского огорода до Ботанического института. (1957). Коллектив авторов, под ред. П. А. Баранова и Е. Г. Боброва. — С.-Петербургский Ботанический сад за 200 лет его существования. (1713—1913). Коллектив авторов, под общей редакцией А. А. Фишера-фон-Вальдгейма (1913—1915). — Тахтаджян А. Л. (1972). Развитие систематики в СССР. Вестн. АН СССР, 6. — Траутфеттер Р. (1873). Краткий очерк истории С.-Петербургского Ботанического сада. Тр. СПб. бот. сада, 2, 1. — Федченко Б. А. (1913). Гербарий С.-Петербургского Ботанического сада. В кн.: С.-Петербургский Бот. сад за 200 лет его существования (1713—1913), т. 2. — Фишер-фон-Вальдгейм А. А. (1899). Исторический очерк СПб. Ботанического сада за последнее 25-летие (1873—1898). — Stanwyn G. Shelter. (1967). The Komarov Botanical Institute. Washington: 1—240. — Stanwyn G. Shelter. (1969). The Herbarium: Past, Present and Future. Proc. Biol. Sci. Washington, 82. — Steer N. A. The systematic collections of United States. Publ. by New York Bot. Garden. — Wilson E. P. (1971). The plight of taxonomy. Ecology, 52, 5.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 17 VII 1973.

ИСПРАВЛЕНИЕ

В статье А. А. Коробкова «Морфолого-анатомические особенности семянок полыней (*Artemisia* sp.) Северо-Востока СССР» (Бот. ж., 1973 г., т. 58, 9) на стр. 1307 в ссылке на статью Л. Г. Мурадян каналы в плодовой оболочке у родов *Leucanthemum* и *Pyrethrum* ошибочно названы смоляными. В действительности, Л. Г. Мурадян (1967) указывает, что в плодовой оболочке семянок этих родов находятся эфиро-масляные каналы.

В списке литературы в названии статьи Л. Г. Мурадян (1967) допущена опечатка: вместо «строение семяночек» следует читать «строение семянок».

Vol. LIX *№ 4.*

April, 1974

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

К ст. Т. К. Кашиной, стр. 520

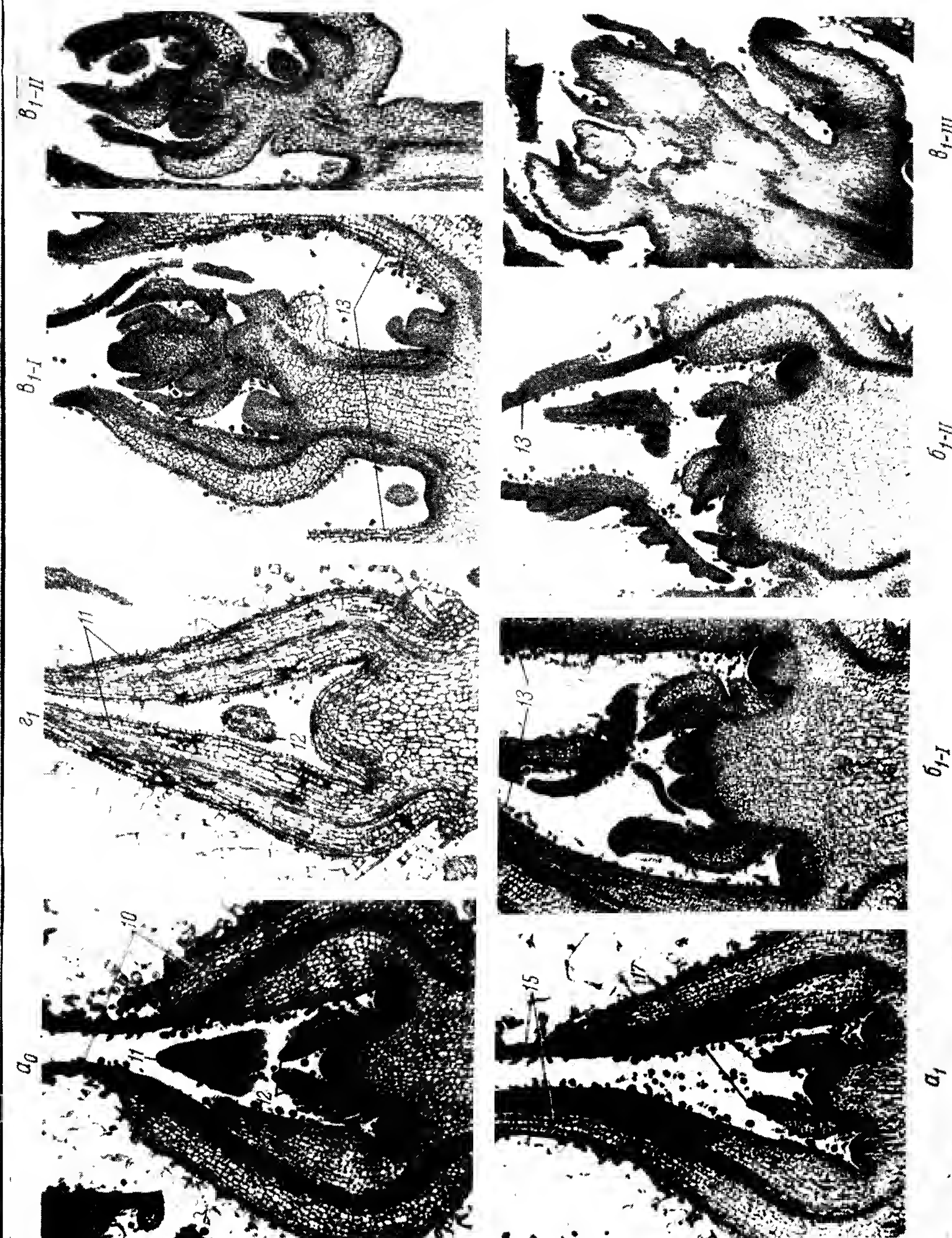
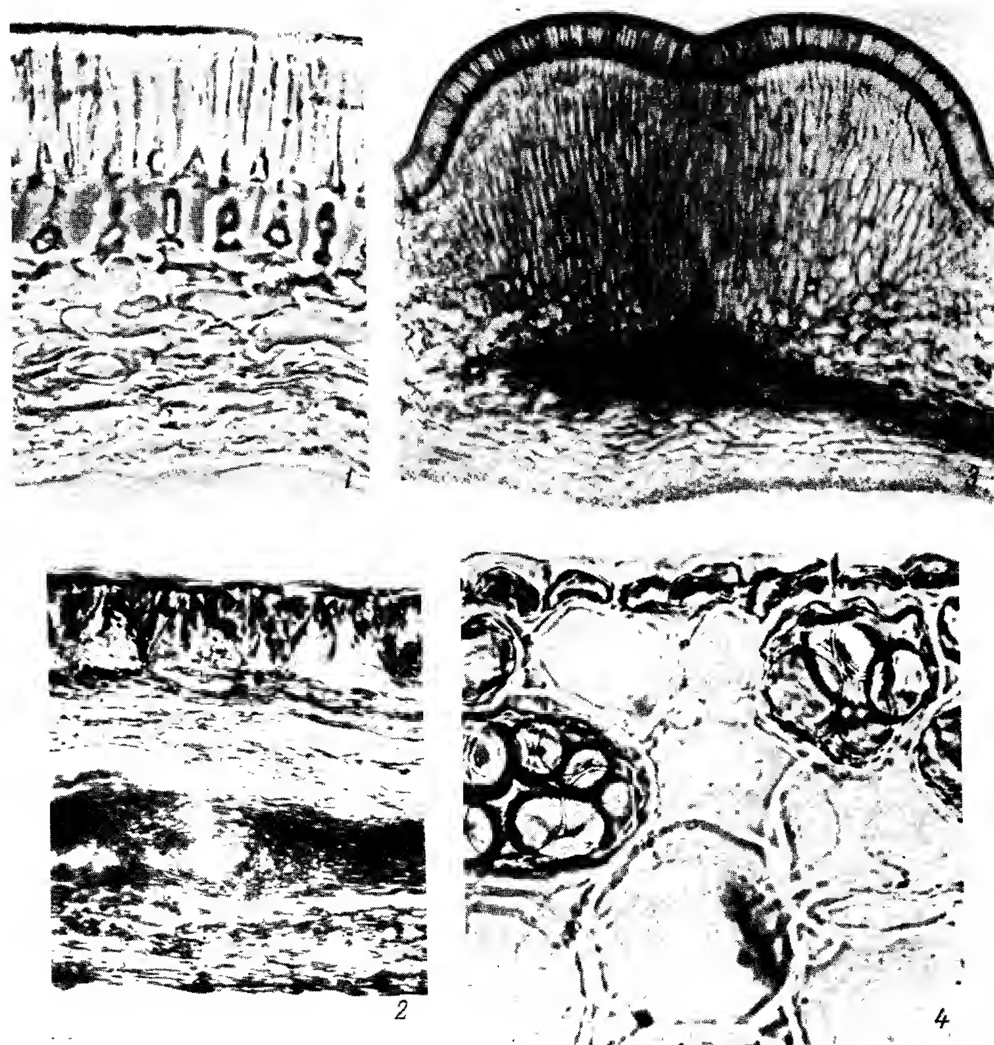


Рис. 2. Продольные медианные срезы вегетативной верхушки побега периллы масличной в норме и через месяц после гамма-облучения.

$а_0$ — контроль в начале опыта; $а_1$ — контроль через месяц после начала опыта; $б_{1-I,II}$ — через месяц после облучения в дозе 3 кр: истинная дихотомия — раздвоение собственно апикальной меристемы; $в_1$ — через месяц после облучения в дозе 6 кр: нарушение филлотаксиса ($в_{1-I,II}$), ложная дихотомия — коррелятивная стимуляция роста пазушных почек при явном отставании главной ($в_{1-III}$); $г_1$ — через месяц после облучения в дозе 9 кр: «фиксация» апекса в исходном пластохроне. *Цифры на рисунках* — порядковые номера листовых зачатков, считая от первого настоящего листа. Увеличение 10×3.7.



Таблица

1 — поперечный срез кожуры семени *Phaseolus vulgaris* L. ×200; *2* — поперечный срез кожуры семени *Arachis hypogaea* L., ×200; *3* — поперечный срез семяшовного выроста семени *Phaseolus vulgaris* L. ×44; *4* — продольный срез семядоли семени *Phaseolus vulgaris* L. ×280.



Таблица I

Sphenozamites sphenozamioides (Tur.-Ket.) Doludenko comb. nov. Казахстан, Каратау, ур. Аулие, верхняя юра, каратауская свита, колл. 3332, обр. 288.

1 — неотип, фрагмент листа с четырьмя сегментами, натур. вел.; *2* — участок нижнего эпидермиса, ×45; *3* — участок верхнего эпидермиса, ×90; *4* — клетки верхнего эпидермиса, ×360; *5* — клетки стержня с устьицем, ×360; *6* — участок нижнего эпидермиса с устьицами и папиллами, ×360.

К стр. 563

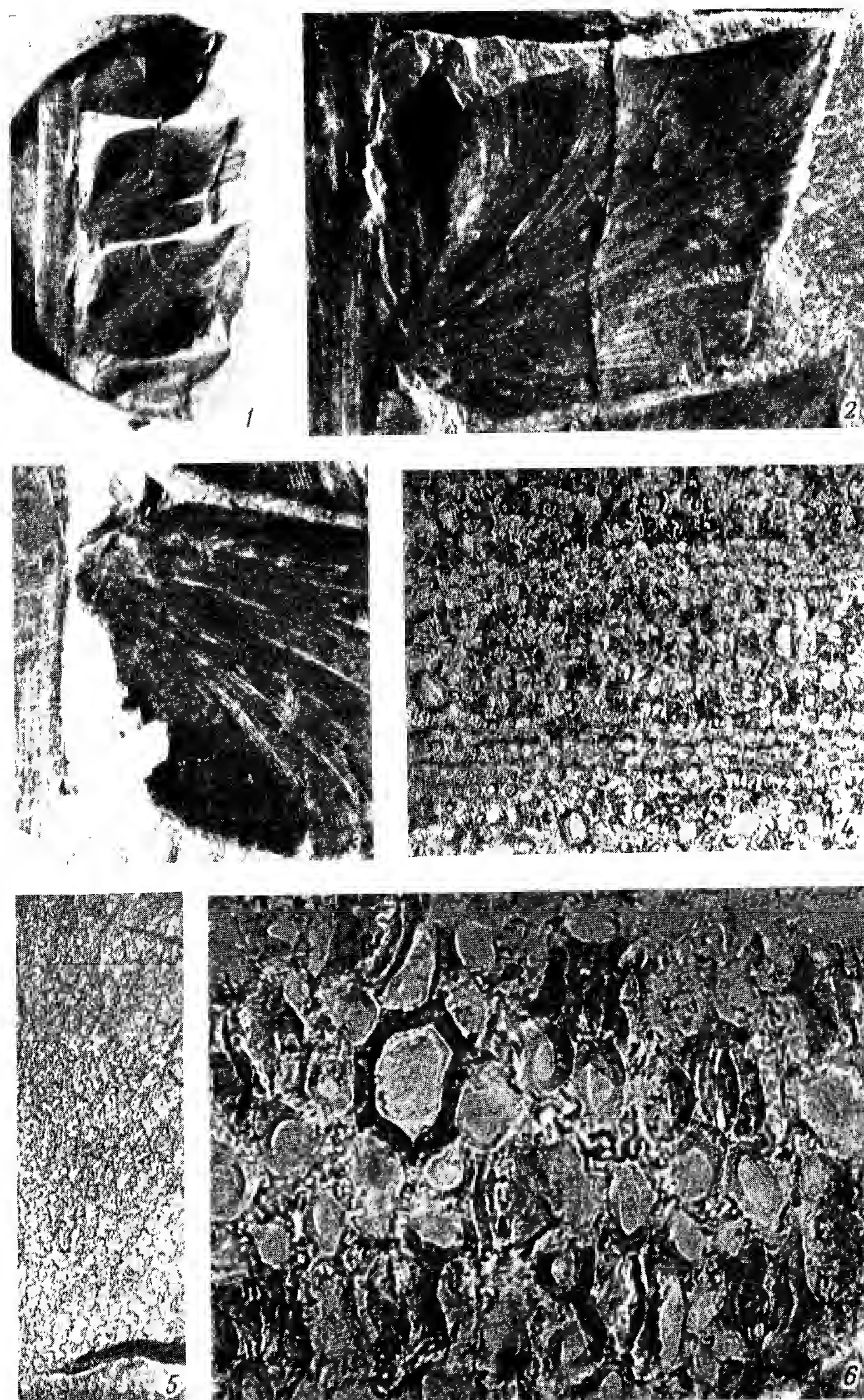


Таблица II

Sphenozamites vachrameevii Doludenko sp. nov. Окрестности г. Краснодара, скв. В-38, гл. 785.5—789.8 м, келловей, колл. 3325, обр. 112.

1 — голотип, фрагмент листа с тремя сегментами, натур. вел.; *2* — изолированный сегмент, ×2.7; *3* — противоотпечаток этого же сегмента, ×2.7; *4* — участок нижнего эпидермиса с устьичными и безустьичными зонами, ×90; *5* — участок краевой части верхнего эпидермиса, ×90; *6* — устьичная полоса с устьицами и основанием волоска, ×360

К ст. А. С. Дариев и А. А. Абдуллаев, стр. 566



Рис. 1. Поперечные срезы черешка у видов *Gossypium*.

а — *G. flaviflorum* (F. Müll.) Tod.; *б* — *G. thespesioides* (Benth.) G. Müll.; *в* — *G. robinsonii* F. Müll.

К стр. 567

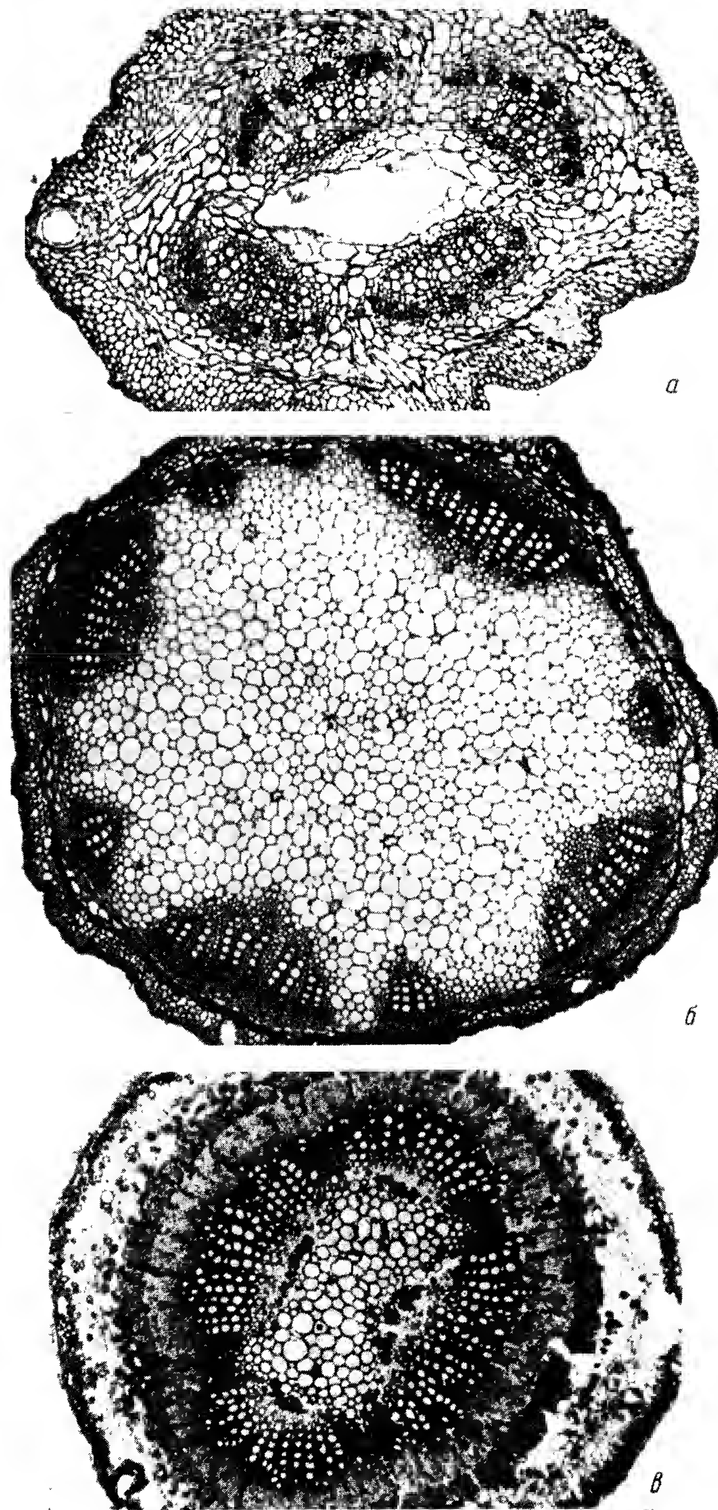


Рис. 2. Поперечные срезы черешка у видов *Gossypium*.

а — *G. herbaceum* L.; *б* — *G. raimondii* Ulbr.; *в* — *G. lobatum* Gentry.

К стр. 568

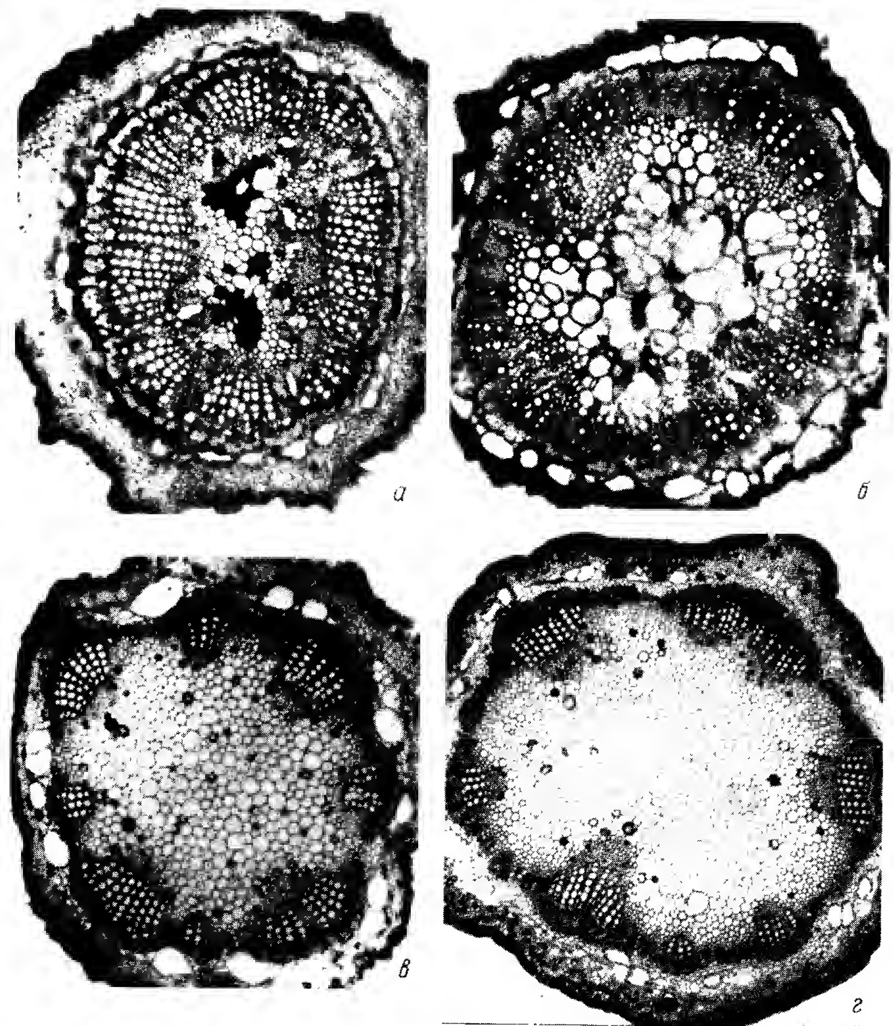


Рис. 3. Поперечные срезы черешка у видов *Thespesia*.

а — *Th. campylosiphon* (Turcz.) Rolfe; *б* — *Th. danis* Oliv.; *в* — *Th. lampas* Dalz. et Gib.; *г* — *Th. grandiflora* DC.

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164**, Ленинград, Менделеевская лин., д. **1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректоры *Н. В. Лихарева* и *В. А. Пузиков.*

Сдано в набор 4/I 1974 г. Подписано к печати 25/III 1974 г. Формат бумаги 70×108[1]/[16].
Печ. л. 9[1]/[2]+4 вкл. ([1]/[2] п. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.83. Тип. зак. 854. М-08161. Тираж 2638.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12